Die

Regeneration des Vorderdarmes und Enddarmes

bei einigen Anneliden.

Inaugural-Dissertation

vorgelegt der

hohen philosophischen Fakultät

der

Universität Marburg

Behufs

Erlangung der philosophischen Doktorwürde

von

Heinrich Rievel,

Königl. Kreisthierarzt zu Marburg.

Mit drei Tafeln und einer Figur im Text.

Marburg

1896.

Von der Fakultät als Dissertation angenommen am 31. Juli 1896.

(Separat-Abdruck aus: »Zeitschrift für wissensch. Zoologie«. LXII. Bd. 2. Heft.)

Seinen theuren Eltern

in Liebe und Dankbarkeit gewidmet

vom Verfasser.

Es ist eine längst bekannte Thatsache, dass viele Thiere die Fähigkeit besitzen, verloren gegangene Körpertheile zu ersetzen. Gegen Ende des 18. Jahrhunderts wurden bereits Versuche in dieser Richtung an Polypen und Seesternen angestellt, wobei auch die für die damalige Zeit sehr merkwürdige und überraschende Entdeckung gemacht wurde, dass selbst Theilstücke dieser Thiere befähigt waren, zu vollständigen Exemplaren auszuwachsen. Die Versuche wurden an anderen Thieren wiederholt, und man wandte sich zunächst naturgemäß niederen Formen zu; von diesen wurden meistens Anneliden benutzt, wohl aus dem Grunde, weil sie leicht zu beschaffen waren, und weil zum Theil ihre Zartheit und Durchsichtigkeit die Vorgänge bei der Regeneration gut zu beobachten gestattete. Durch zahlreiche Experimente von Bonnet, Goetze, Ginanni, Müller und Grube wurde ein großes Regenerationsvermögen bei den Anneliden festgestellt, dergestalt, dass selbst Theilstücke befähigt waren, ein neues Vorder- und Hinterende zu bilden. Obgleich es dieser Lehre nicht an zahlreichen Gegnern fehlte, denen die Versuche missglückt waren, so ist deren Richtigkeit doch durch mehrfache Versuche von Bülow, Horst und Field und anderen Forschern in den letzten Decennien einwandsfrei festgestellt worden.

Die älteren Forscher hatten sich mit der einfachen Feststellung des Regenerationsvermögens begnügt, in neuerer Zeit suchte man sich jedoch eine Vorstellung davon zu machen, wie diese Processe vor sich gingen, d. h. von welchen Körpertheilen die neu gebildeten

Organe ihren Ursprung nähmen. Die entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen, ich nenne z. B. diejenigen von WILSON (9) und KOWALEVSKI (54) an Lumbriciden, von v. WISTINGHAUSEN (98) an Polychäten und von VEJDOVSKÝ (88) an Oligochäten, zeigen übereinstimmend, dass der Mitteldarm im Embryo aus dem Entoderm hervorgeht, und dass sowohl der Vorderdarm wie auch der Enddarm durch eine Einstülpung des Ektoderms entsteht, welche schließlich mit den geschlossenen Enden des Mitteldarmes jederseits verschmelzen und so eine Kommunikation des Darmes mit der Außenwelt bewerkstelligen.

Man war nun allgemein der Ansicht, dass bei der Regeneration die neu zu bildenden Organe in derselben Weise entständen, wie im Embryo, d. h. dass der neue Vorderdarm resp. Enddarm durch eine Einstülpung des Körperepithels gebildet werden müsste. Dieser Ansicht trat F. v. WAGNER (91) entgegen, indem er behauptete, dass die Regenerationsprocesse nicht mit der embryonalen Entwicklung übereinstimmten. Er sagt: »Bei Mesostoma Ehrenbergii wiederholt die regenerative Schlundbildung die embryonale Genese nicht« und ferner: »Auch bei Lumbriculus entspricht die regenerative Entstehung des Vorder- und Enddarmes der embryonalen Entwicklung nicht, indem sie hier vom Ektoderm, dort vom Entoderm ausgeht.«

Diese Mittheilung steht mit der allgemeinen Auffassung, welche man von den Regenerationsvorgängen hat, in so direktem Gegensatz, dass es mir sehr lohnend erschien, diese Verhältnisse einer eingehenden Untersuchung zu unterziehen. Ich folgte daher gern der mir von Herrn Professor KORSCHELT gegebenen Anregung, die Regenerationsvorgänge bei einigen Anneliden zu studiren, und ich habe diese Arbeit mit der Überzeugung unternommen, die von WAGNER vertretene Ansicht widerlegen zu können. Dies schien mir um so eher der Fall zu sein, als kurz vor der Mittheilung von F. v. WAGNER eine ausführliche Arbeit von RANDOLPH (76) erschienen war, welche bei der Regeneration des Hinterendes von Lumbriculus die ektodermalen, entodermalen und mesodermalen Gebilde auf die entsprechenden Keimblätter zurückführt, also ganz auf dem Boden der Keimblätterlehre steht. Trotzdem fielen meine Ergebnisse anders aus und bestätigten die Angaben F. v. WAGNER's.

Es sei mir an dieser Stelle gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor KORSCHELT, für das fortdauernde rege Interesse, welches er jeder Zeit für meine Arbeit hegte, und für

die stets gütige, liebenswürdige Unterweisung und Anleitung meinen wärmsten Dank auszusprechen.

Zu meinen Untersuchungen verwandte ich Chätopoden, und zwar einen Vertreter der Polychäten: Ophryotrocha puerilis (Claparède u. Metschnikoff), einen der limicolen Oligochäten: Naïs und einige Vertreter der terricolen Oligochäten: Lumbricus und Allolobophora.

Die Untersuchungen dauerten vom Frühjahr 1895 bis zum Sommer 1896; im Winter waren die Fortschritte nur geringe, da in dieser Jahreszeit das Regenerationsvermögen ein sehr langsames ist. Abgesehen von zahlreichen, bei jeder einzelnen Art sich verschieden geltend machenden Schwierigkeiten, bestand die Hauptschwierigkeit der Arbeit darin, die richtigen Stadien der Entwicklung zu treffen; es mussten zu diesem Zwecke eine große Anzahl von Thieren der verschiedensten Entwicklungsstufen in Schnittserien zerlegt werden; es wurden Sagittalschnitte angelegt, weil diese die besten Übersichtsbilder lieferten.

I. Ophryotrocha puerilis.

1. Litteratur.

In der Litteratur finden wir folgende Angaben über Regenerationsvorgänge bei Polychäten.

Ehlers (25) beschreibt die Neubildung des Kopfes bei polychäten Anneliden. Joyeux-Laffuie (45) hat bei Chaetopterus häufig Theilungen gefunden, wobei sich sowohl die Vorderenden wie auch die Hinterenden zu ganzen Thieren entwickeln konnten. Van Beneden und Quatrefages (75) fanden das gleiche Reproduktionsvermögen bei mehreren Meeresanneliden, Letzterer namentlich bei Marphya sanguinea und Diopatra uncinata. Kinberg hat dieselben Erscheinungen bei Lycaretus gefunden, und Grube erwähnt von Sabella pavonina, dass sie im Begriff sei, ihr Vorderende zu erneuern. Ehlers (23) fand bei seinen Untersuchungen über Borstenwürmer, dass die hinteren Körperstücke sehr leicht ergänzt werden könnten bei Eunice, Polynoe, Chrysopetalum und Lumbriconereis Nardonis. Auf das große Regenerationsvermögen von Ophryotrocha haben Korschelt (52) und Braem (13) aufmerksam gemacht. Braem gelang es durch geradlinige oder schräge Abtrennung von Hinterenden die Regeneration eines neuen Afters zu bewirken, und zwar geschah dieselbe sehr bald in der Weise, dass die Afterhöhle (Proctodaeum) durch eine Einstülpung der Leibeswand entstand. Eine Neubildung des Kopfes ist ihm nie gelungen. Die Keimzellen, derentwegen Braem die Regenerationsversuche anstellte, regenerirten sich nicht, sondern sollten sich in männliche Geschlechtszellen umwandeln.

2. Untersuchungsmethoden.

Zu meinen eigenen Versuchen übergehend, bemerke ich, dass die Würmer sich sehr gut halten ließen in offenen, großen Glas-

schalen, welche mit künstlichem Meerwasser gefüllt waren. Der Boden wurde mit einer dünnen Sandschicht bedeckt, in welcher sich die Würmer gern einwühlten; in das Wasser wurden einige Ulvenstücke gelegt. Wurde die Vorsicht getroffen, dass das Wasser von Zeit zu Zeit gewechselt wurde, und die Temperatur desselben eine gleichmäßig kühle war, so hielten sich die Thiere Wochen und Monate hindurch vollständig frisch und lebensfähig. Die Würmer wurden mittels Pipette auf einen Objektträger gebracht und mit einem scharfen Skalpell durchschnitten; die Vorder- und Hinterenden wurden in besondere, in der oben angegebenen Weise beschickte Glasschalen gesetzt und täglich kontrollirt. Als Konservirungsmittel benutzte ich heißen Sublimatalkohol, heiße LANG'sche Flüssigkeit, bestehend aus Wasser 100, Chlornatrium 6—10, Eisessig 5—8, Quecksilberchlorid 3—12 und Alaun $^1/_2$ Theilen, und heiße PERENYI'sche Flüssigkeit, bestehend aus Salpetersäure 8 : 80 Wasser, Chromsäure (2 $^0/_0$) 15, Alkohol (91 $^0/_0$) 60 und Wasser 60 Theilen. Bei der Konservirung kam es mir darauf an, die Thiere in möglichst gestrecktem Zustande zu erhalten, da ich nur dann im Stande war, gute Sagittalschnitte zu erhalten. Wenn die Thiere mit der Konservirungsflüssigkeit übergossen wurden, so krümmten sie sich sofort zusammen. Um dieses zu verhindern, versuchte ich die Thiere mit Chloroformdämpfen zu betäuben, jedoch sie zeigten sich hiergegen zu empfindlich und kontrahirten sich. Dieselben Resultate hatte ich mit Chloroformwasser. Bessere Erfolge konnte ich dadurch erzielen, dass ich die Würmer in eine mit sehr wenig Seewasser gefüllte Uhrschale brachte und vom Rande her tropfenweise 2 $^0/_0$ige Cocainlösung zufließen ließ; jedoch musste dieser Zusatz sehr langsam und vorsichtig geschehen, wenn der Erfolg ein guter sein sollte. Die besten Resultate habe ich schließlich mit der LANG'schen Flüssigkeit gehabt, indem die Würmer beim Übergießen mit dieser Flüssigkeit die gerade Lage, in der sie sich momentan befanden, fast gar nicht veränderten. Die Einwirkungsdauer der Konservirungsflüssigkeiten betrug 5—8 Minuten, je nach der Größe der Thiere. Nach genügender Härtung in steigendem Alkohol wurden die Objekte in toto in Boraxkarmin und Hämatoxylin gefärbt, welche beide Methoden recht gute Bilder lieferten. Es wurden dann Serienschnitte von 8—10 μ Dicke in sagittaler Richtung angefertigt.

3. Die Neubildung des Enddarmes.

Nach der Durchtrennung der Würmer tritt eine lebhafte Bewegung der beiden Körperenden ein; aus dem durchschnittenen und weit klaffenden Darme entleert sich Inhalt, dessgleichen aus der Leibeshöhle. Ins Wasser gesetzt lassen sich die Kopfstücke sofort zu Boden sinken und bewegen sich hier nach kurzer Ruhe langsam kriechend weiter; energischere Bewegungen, wie sie das Schwimmen erfordert, werden von ihnen vermieden, so dass man sie meist am Boden oder an den Wänden der Gefäße antrifft. Die kopflosen Hinterenden lassen sich im Wasser auch direkt zu Boden sinken und bleiben fast unbeweglich liegen, die von ihnen ausgeführten Bewegungen sind unkoordinirte, zwecklose. In Folge des heftigen Reizes, welcher durch das Durchschneiden und die Einwirkung des Seewassers auf die inneren Organe hervorgerufen wird, tritt eine energische Kontraktion der Körpermuskulatur ein, welche eine Verengerung der Wunde und einen Verschluss der Leibeshöhle herbeiführt. Schon nach kurzer Zeit (6 Stunden) sieht man die Wundränder vereinigt und die Spalte durch ein zartes, helles und durchsichtiges Gewebe geschlossen, welches das Hinterende des Wurmes kuppenförmig abrundet. Die Thiere nehmen schon wieder Nahrung auf und dem zufolge treffen wir Darminhalt im Darmlumen an, welches sich inzwischen ebenfalls geschlossen hat, so dass der Darm blind endigt. Am lebenden Thiere kann man bei Lupenvergrößerung deutlich die Grenze des Darmrohres nach hinten verfolgen, denn die Darmepithelien sind alle etwas dunkler gefärbt und besitzen mitunter sogar einen bräunlichen Farbenton. Das Körperepithel schiebt sich nun gleichmäßig vom Wundrande her über das am Hinterende vorhandene, zarte Mesenchymgewebe, so dass schon nach 8 Stunden die ganze Wundfläche von demselben überzogen ist. Der geschlossene Mitteldarm ist noch durch einen mehr oder weniger breiten Raum, welcher durch Granulationsgewebe ausgefüllt ist, von dem Körperepithel getrennt; dieser Raum schwindet mit der Zeit mehr und mehr, indem der Darm sich weiter nach hinten vorschiebt. In Fig. 1 sehen wir das Hinterende eines Wurmes 40 Stunden nach der Operation. Man sieht, wie das Körperepithel (*ep*) das Hinterende gleichmäßig umzieht; der an seinem Ende geschlossene Mitteldarm (*md*) ist nur noch durch eine schmale Brücke von Mesenchymgewebe (*mes*) von demselben getrennt; sein Lumen hat sich nach hinten zu ziemlich

beträchtlich verengt; in demselben befindet sich Darminhalt. Das Mesenchymgewebe enthält die bekannten, großen, meist rundlichen oder unregelmäßigen Zellen mit großem, runden Kern. Einzelne zierliche, langgestreckte und gewellte Muskelfasern (*mu*) als Ausläufer der Muscularis sind ebenfalls vorhanden.

Die Entfernung des Mitteldarmes vom Körperepithel verringert sich immer mehr, so dass das Darmrohr schließlich unmittelbar an das äußere Epithel herantritt, wie es Fig. 2 zeigt. Die äußeren Epithelzellen sind so stark abgeplattet, dass sie nur in Gestalt eines ganz schmalen, feinen Saumes das Hinterende überziehen; die Zellgrenzen sind nicht mehr zu erkennen, wohl aber liegen in den Zellen noch einzelne Kerne, welche parallel der Oberfläche gerichtet sind, während sie in den anderen Theilen mehr oder weniger senkrecht zur Oberfläche gelegen sind. Der Mitteldarm legt sich mit seinen großen Zellen unmittelbar an das äußere Epithel an. Das Körperepithel ist ohne Zweifel durch den weiter nach hinten wachsenden Mitteldarm und die dadurch bedingte Gewebsspannung so stark abgeplattet worden.

Jetzt steht der Eintritt einer Kommunikation des Mitteldarmes mit der Außenwelt, d. h. die Bildung eines Afters, unmittelbar bevor; diese geschieht nun aber nicht analog der Embryonalentwicklung durch eine Einstülpung des äußeren Epithels, sondern dieses letztere giebt dem Andrange des Mitteldarmes nach und zerreißt. Der Darm wird nach außen getrieben, seine Wand wird an dem Ende getrennt und legt sich jederseits an das Körperepithel, mit welchem es nun verlöthet. Fig. 4 zeigt uns einen neu gebildeten After (*a*). Der Mitteldarm (*md*) ist an seinem hinteren Ende (*a*) geöffnet, so dass eine Kommunikation zwischen ihm und der Außenwelt besteht. Das Darmlumen ist auf diesem Schnitte in der Mitte unterbrochen, indem hier ein Theil der unteren Darmwand mit getroffen ist. Die Wandungen des Darmes ragen über die Trennungsstelle des äußeren Epithels nach hinten hinaus und legen sich um die freien Enden der Körperwand, um mit ihnen zu verschmelzen. Der neu gebildete After ist also vollständig von dem Mitteldarm allein gebildet worden; das äußere Körperepithel hat bei dem ganzen Vorgang nur eine passive Rolle gespielt; von einer Einstülpung desselben fehlt jede Andeutung. Die Erklärung des in Fig. 4 veranschaulichten Vorganges liegt darin, dass die Länge des Darmes absolut größer ist, wie die des Körpers, so dass er im Körper stets Falten bildet; durch die Nahrungsaufnahme wird der Darminhalt vermehrt, die

peristaltischen Bewegungen werden lebhafter, und so wird der geschlossene Darm mehr und mehr gegen das sich verdünnende Körperepithel gedrückt, bis dieses dem Drucke und der Gewebsspannung nachgiebt, einreißt, und der Darm nach außen tritt, indem auch seine dünne Wand an der Kuppe sich trennt, und die Wandhälften, als weichere und nachgiebigere Masse, sich um die festeren Körperwandungen jederseits herumlegen und mit denselben verlöthen. In späteren Stadien nähert sich der neu gebildete After mehr seiner normalen Form, indem die frei zu Tage liegenden Theile des Darmes eingezogen werden, wobei es zu einer flachen, kaum nennenswerthen Einziehung des Ektoderms in der Cirkumferenz des neuen Afters kommen kann (Fig. 3). Man bemerkt aber ganz deutlich, wie der neue After nur von dem Mitteldarm gebildet wird, denn die Darmepithelien unterscheiden sich durch ihre hellere Farbe distinkt von den dunkleren Körperepithelien. Die Zeit, welche bis zur Afterbildung verfließt, ist individuell sehr verschieden. So ist das Objekt, welches in Fig. 4 dargestellt ist, wo der Durchbruch schon erfolgt ist, 55 Stunden alt, während das Objekt von Fig. 2, welches unter den gleichen Bedingungen gehalten wurde, schon 90 Stunden alt ist und trotzdem noch keine Verbindung des Mitteldarmes mit der Außenwelt zeigt. Nach 123 Stunden ist das Aftersegment schon vollständig ausgebildet (Fig. 3), die kleinen Parapodien sind schon makroskopisch sichtbar.

Die regenerative Neubildung des Enddarmes geht somit auf Grund meiner Untersuchungen nur vom Entoderm aus.

4. Die Neubildung des Vorderdarmes und andere mit der Regeneration verbundene Erscheinungen.

Die kopflosen Hinterenden waren nicht im Stande, einen Kopf neu zu bilden. So viele Versuche ich auch in dieser Beziehung angestellt habe, immer bin ich zu einem negativen Resultate gekommen; ich muss mich daher mit den Angaben von BRAEM (13) vollständig einverstanden erklären, dass die kopflosen Hinterenden von Ophryotrocha keinen neuen Kopf zu bilden vermögen. Die Zahl der vorhandenen Körpersegmente wurde immer geringer, indem die vorderen, größeren Segmente zerfielen und sich in einen feinkörnigen, von zahlreichen Bakterien wimmelnden Brei auflösten. Es dürfte dies seinen Grund in der hohen Organisation des Kopfes, man denke nur an den komplicirten Kieferapparat, und in dem Umstande haben, dass die Lebensenergie dieser Thiere nur eine

verhältnismäßig geringe ist, indem sie nicht lange ohne Nahrungsaufnahme lebensfähig resp. noch viel weniger regenerationsfähig sind.

So groß die Regenerationsfähigkeit von Ophryotrocha ist, so ist sie doch an eine bestimmte Anzahl von Segmenten gebunden; ich habe bei den Versuchen gefunden, dass Kopfenden mit drei Borsten tragenden Segmenten sich noch regenerirten, während Theilstücke mit einer geringeren Segmentzahl untergingen. Nachdem der After neu gebildet war, schnürten sich alsbald neue Segmente oberhalb des Aftersegmentes ab, welche Parapodien bildeten, bis das Thier die gewöhnliche Segmentzahl besaß.

Im Hinblick auf die von Braem (13) mitgetheilten Untersuchungen möchte ich noch der Beobachtungen gedenken, welche sich auf das Verhalten des Geschlechtsapparates von Ophryotrocha beziehen. Braem giebt an, dass Ophryotrocha getrennten Geschlechts sei. Als einzige äußere Geschlechtszeichen sind ihm die geringere Größe und die größere Schlankheit der Männchen aufgefallen. Bei den von ihm angestellten Regenerationsversuchen, welche er in Bezug auf das Verhalten der Keimzellen angestellt hat, fand er die auffallende Thatsache, dass die ihres Hinterendes beraubten Würmer ihr Geschlecht geändert hätten. Die Eier wurden kleiner, undeutlicher und schienen zuletzt ganz zu verschwinden, die Thiere waren schlanker und schmächtiger geworden. »Die reifen Eier, die zum Theil noch deutlich erkennbar, waren resorbirt worden, und die indifferenten Keimzellen hatten die Entwicklung zu Samenkörpern eingeschlagen, welche überall in der Leibeshöhle zu finden waren.« Diese unglaubliche Thatsache, wie Braem sie selbst nennt, erklärt sich recht einfach. Ich kann nach meinen Untersuchungen bestätigen, dass die reifen Eier undeutlicher werden und zuletzt ganz verschwinden, während männliche Geschlechtsprodukte noch vorhanden sind. Dies beruht nun aber nicht darauf, dass die Thiere ihr Geschlecht gewechselt haben, indem sich aus dem indifferenten Keimlager, durch die ungünstigen Lebensbedingungen veranlasst, nur Samenkörperchen entwickelten, sondern darauf, dass Ophryotrocha hermaphroditisch ist, und Eier wie Samenzellen nicht nur in demselben Individuum, sondern sogar in derselben Keimdrüse entstehen können, wie dies von Korschelt (52) nachgewiesen wurde.

Wenn die großen, reifen Eizellen resorbirt werden, wie es bei den hohen an das Thier gestellten Anforderungen, welche die Regeneration mit sich bringt, leicht erklärlich ist, so bleiben nur die schon Anfangs vorhandenen Samenzellen in mehr oder weniger entwickeltem

Zustande übrig, da sie zu ihrer Ausbildung der Aufwendung einer weit geringeren Substanzmenge als die Eier bedürfen. Obwohl ich dies natürlich nicht mit Sicherheit zu sagen vermag, ist es mir doch sehr wahrscheinlich, dass es sich auch in den von BRAEM beschriebenen Fällen um Individuen gehandelt haben mag, welche nicht wirkliche Weibchen waren, sondern bei denen nur das weibliche Geschlecht stark überwog. Solche Würmer kommen häufig vor, wie KORSCHELT ausdrücklich angiebt, und ihnen kann man im Leben das Vorhandensein männlicher Geschlechtsprodukte nicht ansehen. Erst die mikroskopische Untersuchung von Schnitten lehrt, dass derartige Thiere nicht echte Weibchen, sondern thatsächlich Hermaphroditen mit einem allerdings nur wenig ausgebildeten männlichen Geschlechtsapparate sind.

5. Zusammenfassung der Resultate.

Um die für Ophryotrocha erhaltenen Ergebnisse kurz zusammenzufassen, so findet bei diesem Anneliden eine Regeneration des Kopfes und damit auch des Vorderdarmes überhaupt nicht statt.

Die Neubildung des Afters erfolgt durch Verlöthung des Mitteldarmepithels mit dem Körperepithel, ohne dass sich hierbei eine Einsenkung des letzteren betheiligt.

II. Naïs proboscidea.

1. Litteratur.

Schon seit langer Zeit ist es bekannt, dass die limicolen Oligochäten in hervorragendem Maße die Eigenschaft besitzen, verloren gegangene Körpertheile zu regeneriren.

CHARLES BONNET (10) untersuchte um die Mitte des vorigen Jahrhunderts Lumbriculus variegatus. Er zerschnitt die Thiere in zwei Theile, schon nach drei Tagen wurden an beiden Enden deutliche Knospen sichtbar, welche sich durch ihre röthliche Farbe von dem anderen Gewebe des Körpers unterschieden. Nach dem Verlaufe etwa einer Woche waren beide Theilstücke zu ganzen Thieren herangewachsen. Selbst wenn er Würmer in 3, 4, 8, 10 oder 14 Stücke theilte, so ergänzten sich alle zu Thieren, und zwar begannen die Regenerationserscheinungen im Sommer nach zwei bis drei und im Winter nach zehn bis zwölf Tagen. Das Wachsthum des Schwanzendes war unbegrenzt, während der Kopf zu wachsen aufhörte, sobald er eine Länge von 1—1½ Linien erreicht hatte. Die Zahl der von ein und demselben Thiere ausgeführten Regenerationen war eine große, so bildete ein Thier achtmal seinen Kopf neu, erst beim neunten Versuche starb es; kein einziges Thier hat sich mehr wie ein Dutzend Mal ergänzt. Die Reproduktionskraft ist eben so groß bei gut genährten, wie bei hungernden Thieren. BONNET will bei anderen Würmern

dieser Gruppe beobachtet haben, dass am Vorderende an Stelle eines Kopfes ein Schwanz entstanden sei, und dass dies Thier sogar zwei Schwänze erzeugt habe.

O. F. MÜLLER (69), bestätigte diese Angaben BONNET's, indem er fand, dass sich die Würmer freiwillig theilten und Kopf oder Schwanz oder Beides neu bildeten.

Andere Forscher, wie VALMONT DE BOMARE, BOSC und VANDELLI haben BONNET's Versuche wieder angestellt, jedoch ohne Erfolg.

BÜLOW (17) stellte bei Lumbriculus ein sehr großes Regenerationsvermögen fest; es kommt bei diesen Thieren neben der geschlechtlichen Vermehrung eine ungeschlechtliche vor, indem sie sich einfach freiwillig quer theilen, ohne dass eine Knospungszone auftritt.

RANDOLPH (76) kommt in seiner Arbeit über: The Regeneration of the Tail in Lumbriculus zu folgenden Schlüssen:

1) Das neue Ektoderm entsteht durch Proliferation vom alten und bildet die ventrale Nervenkette und die seitlichen Nervenstämme.

2) Das neue Entoderm ist gleichfalls vom alten Entoderm gebildet. Wenn eine Theilung oder Spaltung der Thiere eintritt, so krümmen die heftigen Kontraktionen der Längsmuskeln die Körperwand nach innen und den Wall des Darmkanals nach außen, so dass die beiden Wundränder sich zu vereinigen trachten, und schließlich findet eine Vereinigung statt. Ein schnelleres Wachsthum des Ektoderms wie das des Entoderms liefert das überschüssige Material, welches für die proctodäale Einstülpung nöthig ist. Das Ektoderm stülpt sich von der Seite her ein, um das Proctodaeum zu bilden, genau so wie bei Lumbricus. Eine Zeit lang endigt es blind, sich bisweilen in zwei oder mehr Äste theilend, die in verschiedener Richtung tief eindringen. Eine Verschmelzung des Entoderms scheint mit demjenigen Aste des Proctodaeums zu Stande zu kommen, mit dem es zuerst in Berührung kommt. In Folge dieser Wachsthumsart kann man in frühen Stadien auf Transversalschnitten das Proctodaeum und den neuen Darm sehen, welche an einander vorbeigewachsen sind, ohne sich getroffen zu haben.

3) Das neue Mesoderm ist größtentheils von besonderen Zellen gebildet, welche in der Gegend des Peritonealepithels der ventralen Längsmuskulatur zu jeder Seite des ventralen Nervenstranges gelegen sind. Diese Zellen nennt RANDOLPH Neoblasten; sie sind durch ihren großen Umfang und ihren Zellkörper von den Peritonealzellen verschieden. Sie sind in jedem Segment zu finden und entsprechen den Chordazellen SEMPER's bei den Naïden und Chaetogaster. Bald nach der Theilung des Wurmes beginnen diese Neoblasten in dem Endsegment sich zu theilen und geben dem größeren Theile des embryonalen Gewebes, welches später in mesodermale Struktur differenzirt wird, den Ursprung. Dieses Gewebe differenzirt sich bald in einen mittleren und zwei seitliche Theile; der mittlere Theil besteht offenbar aus zwei Hälften — eine von jeder Seite. Er bildet das ventrale Mesenterium und die ventralen Blutgefäßwände. Von den lateralen Theilen entstehen die lateralen mesodermalen Strukturen mit Ausnahme der Cirkulärmuskeln. In ganz frühen Stadien, wenn Ektoderm und Entoderm sich genügend ausgedehnt haben, um eine neue Höhlung zu bilden, finden sich dorsal, lateral und ventral kleine Zellen vor, die vollständig unabhängig von den Neoblasten und deren Produkten sind. An klaren Bildern von jungen Stadien findet er eine Zelltheilung in der Region des dorsalen Peritoneum gerade an der hinteren Grenze des alten

Gewebes. Er kann keinen Zusammenhang finden zwischen diesem Mesoderm und dem Ekto- und Entoderm; er glaubt daher, dass die Regeneration des dorsalen Mesoderms der des ventralen ähnlich ist; das Gewebe entsteht jedoch in beiden Regionen getrennt. Diese oben erwähnten kleinen Mesodermzellen bauen die ganzen Cirkulärmuskeln und augenscheinlich auch die dorsalen Longitudinalmuskeln und das dorsale Blutgefäß auf. Die Neoblasten sind nach RANDOLPH als besondere embryonale Zellen anzusehen, die für schnelle Bildung von neuem mesodermalen Gewebe unmittelbar nach der Theilung des Wurmes bei Seite gestellt sind.

GRAF ZEPPELIN (101) führt von Ctenodrilus monostylos an, dass die Thiere in beliebig viele Theilstücke zerfallen können, die nur aus den in der Mitte etwa gelegenen Organen bestehen und keinen Mund resp. After besitzen und sich trotzdem zu vollständigen Thieren reorganisiren.

Die Gattung Naïs hat häufig als Untersuchungsobjekt gedient, und zwar aus folgenden Gründen: 1) ist sie sehr leicht zu beschaffen, 2) besitzt sie ein sehr großes Regenerationsvermögen und 3) lassen sich die Vorgänge wegen ihres durchsichtigen Körpers leicht makroskopisch verfolgen. Schon im Jahre 1755 beobachtete und beschrieb RÖSEL V. ROSENHOF die Regenerationserscheinungen an Naïs proboscidea. OTTO FR. MÜLLER (69) beschäftigte sich höchst erfolgreich mit diesen Experimenten (1771), und MAX SCHULTZE (86) erneute die Versuche an Naiden im Jahre 1849; er sagt, dass zwischen Vorder- und Hinterthier ein Mittelthier abgegrenzt wird, welches aus einem Leibesringel besteht, der einen integrirenden Theil der Naïde bildet und aus welchem nach einer Seite hin eine große Anzahl Körper- und Schwanzglieder gebildet werden, während nach der anderen Seite hin die neuen Kopfglieder entstehen.

MAYER (64) befasste sich 1859 mit dem Reproduktionsvermögen der Naïden, bestätigte dasselbe und führte das Regenerationsvermögen darauf zurück, dass jedes Theilstück gleichsam aus drei verschiedenen Knospen bestände, welche es zur Regeneration befähigten. Er sagt zusammenfassend: »Jedes abgeschnittene Stück der Naïs enthielt wenigstens ein unversehrtes Ganglion des Bauchnervenstranges. Außerdem aber sah man das noch vorhandene Stückchen des Seitengefäßes nicht sein Blut entleeren oder offen klaffen, wie dies gewöhnlich, sondern an beiden Enden sich schließen und sich zu einer Kugel, einer Blase, einem Gefäßknoten abrunden, der bald zur vollen Pulsation erwachte. Wir haben also bei diesen Thieren eine Nerven-, eine Gefäßknospe, und können auch noch eine Darmknospe hinzufügen.«

So weit liegen in der Litteratur Aufzeichnungen älterer Autoren vor; bevor ich zu meinen eigenen Versuchen übergehe, möchte ich ganz kurz die bisher als gültig angenommenen Entstehungsweisen des Vorderdarmes und Enddarmes erwähnen.

VEJDOVSKÝ (89) sagt hierüber: »Während nun der Enddarm mit After sehr spät zum Vorschein kommt, entsteht der Mund mit Pharynx sehr frühzeitig durch die Epiblasteinstülpung zwischen den Vorderenden der Mesoblaststreifen.«

2. Untersuchungsmethoden.

Vor der Operation wurde jedes Thier unter der Präparirlupe auf etwa vorhandene Knospungszonen untersucht, welche absichtlich in jedem Falle vermieden wurden, damit die Regeneration nur an künstlich hervorgebrachten Theilstücken vor sich ginge. Die Thiere wurden auf dem Objektträger mit einem scharfen Skalpell durchtrennt. Die Zahl der an den Theilstücken haften bleibenden Segmente war verschieden groß. Sie war jedoch ohne Bedeutung, indem nämlich die Regeneration bei kleinen Theilstücken eben so gut eintrat wie bei größeren. Die Thiere wurden in offenen Glasschalen gehalten, welche mit Flusswasser, das täglich erneuert wurde, gefüllt waren; sobald ich Brunnen- oder Leitungswasser verwandte, starben die Thiere binnen 24 Stunden ab. Einige in die Glasschalen gelegte Zweige von Wasserpflanzen wurden von den Thieren gern aufgesucht, und man fand später fast sämmtliche Thiere in den Pflanzentheilen verborgen. Nach der Operation führten die Thiere lebhafte, schlängelnde Bewegungen aus, zumal die des Hinterendes beraubten Kopfstücke, während die kopflosen Hinterenden sich schnell auf den Boden der Glasschale hinabließen und hier ruhig liegen blieben. Die Theilstücke wurden täglich unter der Präparirlupe beobachtet. Bei der Konservirung kam es darauf an, die Thiere in möglichst gestrecktem Zustande abzutödten und zu fixiren; sie waren so empfindlich, dass sie beim Übergießen mit dem heißen Konservirungsmittel sich sofort zusammenrollten. Die Versuche, die Thiere mit einer schwachen Cocain- oder Chloralhydratlösung zu betäuben, hatten auch nicht das gewünschte Resultat; einmal musste der Zusatz der betreffenden Betäubungsflüssigkeit sehr langsam und vorsichtig geschehen, sonst trat trotzdem ein Aufrollen der Thiere ein, und selbst dann geschah es doch noch oft, dass die Thiere beim Übergießen mit dem Konservirungsmittel sich zusammenzogen, wiewohl sie vorher ganz regungslos dalagen und sich in tiefer Narkose zu befinden schienen. Nun versuchte ich, die Thiere durch ein aufgelegtes Deckgläschen, unter dessen vier Ecken sich kleine Paraffintheilchen befanden, um ein Zerdrücken des Thieres zu verhindern, in der gestreckten Lage zu erhalten; aber beim Übergießen mit der Konservirungsflüssigkeit rollten sich die Thiere in der Ebene des Objektträgers auf, oder das Verschieben des Deckgläschens führte eine Zerquetschung des Thieres herbei. Schließlich gelangte ich dadurch zum Ziele, dass ich das neu regenerirte Stück nebst den

nächstfolgenden vier oder fünf Segmenten von dem übrigen Thierkörper abtrennte; diese Theilstücke waren nun so klein, dass sie sich nicht aufrollen konnten; sie wurden in einem kleinen Uhrschälchen mit der heißen Konservirungsflüssigkeit übergossen, und ich erhielt dadurch die Theilstücke in gut gestreckter Haltung fixirt, welche es mir ermöglichte, dieselben genau zu orientiren und lückenlose Schnittserien zu erzielen.

Als Konservirungsmittel habe ich verwandt: LANG'sche Flüssigkeit und PERENYI'sche Flüssigkeit. Außerdem gebrauchte ich noch Pikrinschwefelsäure und Sublimatalkohol. Diese Flüssigkeiten hatten eine gleich gute Wirkung; die Zeit der Anwendung betrug 8—10 Minuten; bei der Anwendung von Pikrinschwefelsäure und nachfolgender Hämatoxylinfärbung habe ich sehr schöne Kerntheilungsfiguren erhalten. Die Färbung der Totalpräparate geschah mit Boraxkarmin und Hämatoxylin mit gleich gutem Resultate.

3. Die Neubildung des Hinterendes.

Wegen der einfacheren Vorgänge bei der Neubildung des Afters will ich zunächst diese besprechen. Die Zeit, in der dieselbe vor sich geht, ist eine kurze; nach $1^1/_2$—2 Tagen ist die Regeneration vollständig beendet. Der Unterschied in der Zeit beruht in der Individualität der einzelnen Thiere; die Zahl der abgetrennten Segmente hatte auf die Zeit keinen Einfluss, wohl aber die Jahreszeit, wie wir später noch näher sehen werden; auch hier erwies sich Frühjahr und Sommer viel günstiger zu der Anstellung von Versuchen wie Herbst und Winter. Die Schließung der Wunde nach der Operation erfolgt ziemlich schnell. Sofort nach dem Durchschneiden zieht sich die Muskulatur stark zusammen, zumal die Längsmuskulatur, und hierdurch werden die Blutgefäße so komprimirt, dass der Körper wenig an Säften verliert. In Folge der Muskelkontraktion zieht sich die Hypodermis nach vorn zu über das Darmende zurück, so dass der Darm etwas über die Schnittfläche hervorsteht und frei endigt. Schon bald bemerkt man, wie ein Verschluss der Wunde in der Weise erfolgt, dass ein zartes, im lebenden Zustande helles, vollkommen durchsichtiges Gewebe an der Wundfläche zu granuliren beginnt, welches die beiden Hypodermistheile wieder verbindet. Man bemerkt dann, wie das Hinterende von einer glashellen, durchsichtigen Gewebsknospe gebildet wird, die sich nach dem Ende zu etwas verjüngt. Der Darm, dessen durchtrennte Wände sich an einander gelegt und geschlossen haben, ist an der bräunlichen Farbe

seiner Chloragogenzellen in dem neuen Gewebe deutlich zu verfolgen. Dieser Zustand der Wunde ist 12 Stunden nach der Operation festzustellen. Auf Sagittalschnitten, die durch ein so beschriebenes Exemplar gelegt sind, sieht man, wie der Darm als geschlossener Endsack blind endigt, und zwar mehr oder weniger weit entfernt von dem Ende der jungen Knospe (Fig. 5 *md*). Das neu gebildete Gewebe, welches ich Granulationsgewebe nennen möchte, ist schon vollständig vom Körperepithel überzogen; diese Zellen stammen von den Ektodermzellen der äußeren Haut her, welche sich von den Wundrändern aus über das Granulationsgewebe hinschieben. Naturgemäß behalten sie nicht ihre ursprüngliche Form bei, sondern sie platten sich stark ab; sie sind aber immer als fortlaufender, wenn auch mitunter nur ganz schmaler Zellstreifen deutlich zu erkennen. Die Muskelschicht hört in diesen jungen Stadien an der Schnittstelle auf. Das den Raum zwischen dem Darmende und dem jungen Ektodermüberzuge ausfüllende Granulationsgewebe lässt nun mehrere Arten von Zellen unterscheiden. Einmal finden sich große Zellen von rundlicher bis ovaler Form mit schwach gekörntem Protoplasmaleib, hellem, großen, runden Kern und intensiv gefärbtem Kernkörperchen (Fig. 11 *n*). Es sind dies Zellen, die von den übrigen Zellen deutlich unterschieden sind und fast den Eindruck von Eiern mit Keimbläschen und Keimfleck erwecken. Diese Zellen werde ich bei der Entwicklung des Kopfes von Naïs eingehender besprechen, da sie dort zahlreicher und deutlicher vorhanden sind. Dann findet man zweitens in großer Anzahl Zellen von rundlicher Form, granulirtem Protoplasma und dunkel gefärbtem Kern (Fig. 11). Dazwischen zerstreut kommt eine dritte Zellform vor, die sehr schmal und spindelförmig ist mit elliptischem Kern, und die mit ihren spitzen Fortsätzen ein weitmaschiges Netzwerk bildet (Fig. 11). Zwischen diesen drei Zellarten findet man noch zerstreut kleinere, rundliche Zellen, welche etwa den Leukocyten entsprechen. Bei einigen Objekten sieht man dicht unter dem Körperepithel eine dünne Schicht spindelförmiger Zellen, welche genau parallel dem äußeren Epithel verlaufen und beiderseits nach der Muskelschicht hinziehen; es werden dies die ersten Anlagen der Muskelschicht im neuen Theile sein. Schon nach einem Zeitraum von 18 Stunden nach der Operation ist der Darm bis dicht an den epithelialen Überzug der jungen Knospe herangerückt, so dass kein Granulationsgewebe mehr zwischen ihnen gelegen ist (Fig. 5 *md*); im Gegentheil sieht man, wie die etwas abgeflachten Darmepithelien sich unmittelbar an das äußere Körper-

epithel anlegen, welches sich zu einer ganz schmalen, dünnen Zellschicht ausgezogen hat. Der Bauchstrang ist mit seinem kolbenförmig abgerundeten Ende bis an das äußere Epithel zu verfolgen.

Durchschnittlich nach einem Zeitraume von $1^1/_2$ bis 2 Tagen (in einem Falle schon nach einem Tage) sieht man, wie es zu einem Durchbruch des Darmes durch das äußere Körperepithel gekommen ist, wodurch ein neuer After gebildet wurde. In der Fig. 6 sieht man, wie der Darm in Gestalt einer spitzen Knospe durch das Körperepithel getreten ist; seine Zellen sind deutlich bis nach hinten zu verfolgen und sind scharf von den anliegenden und mit ihnen verschmelzenden Zellen des Körperepithels zu unterscheiden. Es ist die Bildung des Enddarmes auf Grund meiner Präparate so zu erklären, dass bald nach der Operation junges Granulationsgewebe aus den vorhandenen Mesenchymelementen sich bildet, welches einen Verschluss der Wunde herstellt, und über welches sich das äußere Epithel von allen Seiten neu vorschiebt. Der in seinem Endtheil geschlossene Darm wächst nun weiter nach hinten, der neugebildete Theil ist kenntlich durch das Fehlen der Chloragogenzellen, und gelangt schließlich durch das zur Seite tretende Granulationsgewebe bis an das äußere Epithel, welches durch die vorhandene Gewebsspannung, die wohl noch durch die peristaltischen Bewegungen des Darmes und den in vielen Fällen vorhandenen Darminhalt vermehrt wird, stark angespannt wird. Schließlich wird der Innendruck so groß, dass das Körperepithel den Widerstand nicht mehr überwinden kann, es giebt nach, der Darm tritt durch das Körperepithel nach außen, und seine Wand verlöthet jederseits mit der Körperwand. Späterhin zieht sich der etwas über das Niveau vorragende After zurück und wir sehen dann in Fig. 7 *a* einen vollständig normalen After vor uns. Das Körperepithel spielt also auch hier nur eine passive Rolle. Von einer der Embryonalentwicklung ähnlichen Einstülpung des Ektoderms, wie sie Randolph (76) für Lumbriculus angiebt, ist auf allen Schnittserien nichts zu bemerken. Der auf die beschriebene Weise gebildete After trat auch sofort in Funktion, denn es war die Absetzung von Kothballen intra vitam wohl zu bemerken.

4. Die Neubildung des Vorderdarmes.

Dank der großen Regenerationsfähigkeit der Naïden ging die Bildung des Kopfes resp. des Vorderdarmes schnell vor sich, so dass

im Sommer schon nach drei bis vier Tagen, und im Spätherbst nach 16—24 Tagen ein neuer Kopf gebildet worden war. Wie ich vorhin schon erwähnt habe, beruhigen sich die kopflosen Hinterenden, welche eine verschieden große Anzahl von Segmenten besaßen — die Zahl derselben ist anscheinend ohne Einfluss — bald nach der Operation und lassen sich auf den Boden der Glasschalen nieder. Hier bleiben sie während der ersten Tage meist ruhig liegen, beginnen aber alsbald ihre schlängelnden Bewegungen, wenn sich die Wunde vollständig geschlossen hat. Die Bewegungen werden wohl etwas langsamer wie bei normalen Thieren ausgeführt, jedoch sind anormale oder unkoordinirte, zwecklose Bewegungen nicht zu beobachten, obgleich den Thieren doch die beiden Schlundganglien nebst Schlundring fehlen. In Folge der Muskelkontraktion kommt es auch hier alsbald zu einem Aufhören der Blutung und ebenfalls gleich schnell zu einem Verschluss der Wunde durch das gleiche, helle, durchsichtige Gewebe. Sobald dies Stadium im Herbste oder Winter erreicht war, schien die Regeneration lange Zeit ins Stocken zu kommen, bis sich schließlich doch der Kopf neu bildete. Das Granulationsgewebe erhebt sich in Form einer Knospe über die Schnittfläche, deren Oberfläche leicht abgerundet und deren Breitendurchmesser größer ist wie der Längendurchmesser. Der Darm ist nach vorn zu geschlossen und erstreckt sich noch nicht in diese Knospe hinein. Diese Verhältnisse findet man nach 16—24 Stunden vor. Die aus dem Granulationsgewebe bestehende Knospe wächst nun in die Länge, so dass ihr Längendurchmesser den Breitendurchmesser um das Zwei- bis Dreifache übertrifft; sie bildet jetzt eine direkte Verlängerung des Wurmes nach vorn hin und verjüngt sich nur ein wenig an der Spitze. Bei Lupenvergrößerung kann man im Inneren fast keine Differenzirungen beobachten, bei etwas stärkerer Vergrößerung (Oc. 2, Obj. 5 Leitz) sieht man jedoch, wie sich in der Längsachse der Knospe der Darm in derselben Stärke weiter nach vorn erstreckt; der neue Darm scheint als etwas dunklere, streifige Masse durch, auch ihm fehlen die Chloragogenzellen. Nach drei Tagen sieht man vorn an der Knospe einen kleinen, spitzen Fortsatz — den späteren Rüssel. Im Inneren bemerkt man ebenfalls bei stärkerer Vergrößerung, wie der Darm an seinem vorderen Ende eine Anschwellung zeigt, so dass derselbe eine birnförmige Gestalt annimmt, zu gleicher Zeit tritt dieser Theil deutlicher hervor, was auf seiner dickeren Wandung beruht, mitunter nimmt er auch eine schwach gelbliche Färbung an. Nach vier Tagen ist der

Rüssel schon größer geworden, so dass er etwa den dritten bis vierten Theil seiner normalen Größe ausmacht. Von der Rückenfläche betrachtet, sieht man an dem neuen Darmabschnitte keine Veränderungen gegen vorhin, als dass in ihm auch schon peristaltische Bewegungen auftreten. Weitere Aufschlüsse erlangt man jedoch bei der Betrachtung dieser Theile von der Bauchseite aus, indem man den Wurm in Rückenlage bringt. Es ist hierbei auch eine starke Vergrößerung nöthig (Oc. 2, Obj. 5), und die Beobachtung wird dadurch sehr erleichtert, dass das Thier nur geringe Bewegungen macht, um in seine gewöhnliche Lage zurückzugelangen. Man konnte jetzt ganz deutlich beobachten, wie der Darm in seinem Vordertheile sich bis auf Fadendicke zusammenzog, und wie die peristaltische Welle den ganzen Darm entlang lief. Ja bei genauer Beobachtung und guter Lage des Thieres konnte man sogar sehen, wie die Kontraktionen ganz vorn in der Nähe der ventralen Wand einsetzten, etwa an der Stelle, wo sich der spätere Mund bildete. Es wurde zuerst dieser Theil scheinbar vorgewölbt und alsdann etwas eingezogen, um dann beim Weiterschreiten der Welle sein früheres Niveau wieder einzunehmen. Dieser Vorgang ist genau mit den späteren Fressbewegungen zu vergleichen, wo auch die dorsale Pharynxwand durch die Mundöffnung nach außen vorgestülpt wird, um alsdann zurückgezogen zu werden. Eine Mundöffnung konnte ich in den angeführten Fällen nicht beobachten; die Schnittserien ergaben auch später, dass in fünf Fällen, bei denen ich die Kontraktionen beobachtete, noch keine Mundöffnung vorhanden war; es waren dieses aber Stadien, die unmittelbar vor dem Durchbruch standen, denn kurze Zeit später waren bei anderen, gleichalterigen Würmern schon alle Theile fertig ausgebildet.

Bei der Prüfung der histologischen Verhältnisse konnte ich auch ziemlich frühzeitig (schon nach 12 Stunden) den Verschluss der Wundstelle durch Granulationsgewebe feststellen, dieses war vom Epithel überzogen, welches von dem Körperepithel stammte und sich gleichfalls etwas abgeplattet hatte. Das Granulationsgewebe wurde in diesem frühen Stadium nun hauptsächlich aus großen Zellen gebildet, die eine rundliche oder ovale Form und einen großen, hellen Kern mit deutlichem, distinkt gefärbten Kernkörperchen besitzen, so dass diese Zellen Eiern nicht unähnlich sehen. Sie nahmen den Hauptplatz zwischen dem Epithelüberzuge und dem Darmende ein, so dass sie mitunter dicht an einander lagen (Taf. XIII, Fig. 14 *n*). Diese Zellen stimmen ihrer ganz charakteristischen Form wegen

mit denen überein, welche RANDOLPH bei seinen Untersuchungen über Lumbriculus als Neoblasten beschreibt, wenngleich der Protoplasmaleib derselben bei Naïs nicht so groß wie bei Lumbriculus ist. Nach seiner Meinung wird von diesen Zellen aus der größere Theil des Mesoderms gebildet, d. h. da diese Zellen nach RANDOLPH schon im Mesoderm des erwachsenen Thieres zwischen der Muskulatur und den ventralen Borsten zu jeder Seite des Bauchstranges gelegen sind, so regenerirt sich das neue Mesoderm aus Elementen des alten und nicht, wie SEMPER annimmt, aus dem Ektoderm. RANDOLPH sieht diese Zellen als Reste embryonalen Gewebes an, welche liegen geblieben sind, um im Nothfalle zur Bildung von Mesodermgewebe zur Hand zu sein. Er schreibt: »It has been suggested to me by Professor E. B. WILSON that the neoblasts are comparable to ova. That unlike ova they give rise only to mesoderm seems to me not out of harmony with this conception, since the elements of the two other germ layers may be suppressed from lack of need or of opportunity to develop. They may represent the ova of the primitive worm, which were originally produced in every somite, but which have ceased to develop in any except a few of the segments of the anterior region of the body. In this connection the recent paper of MEYER on the derivation of the Annelids is of great interest. If almost the whole Annelidan mesoderm is reproductive tissue, the explanation of the regenerative power of peritoneal tissue is simplified to the last degree. In any case there is a close connection in the development in general between ova and peritoneal cells.«

Nach meinen Untersuchungen kann ich bestätigen, dass die sogenannten Neoblasten in frühen Stadien in überwiegender Menge vorhanden sind, um später mehr und mehr zurückzutreten und bei vollendeter Ausbildung der zu regenerirenden Theile sich auf ihre frühere Zahl zu beschränken. Fernerhin kann ich bestätigen, dass die Neoblasten schon in dem erwachsenen Thiere vorhanden sind. In meinem Präparate (Fig. 14), welches einen sehr oberflächlichen Schnitt (etwa der zweite oder dritte von je 10 μ Dicke) darstellt, bemerke ich den Raum zwischen Darmende und Körperepithel vollständig von diesen Zellen ausgefüllt; diese stehen in Verbindung mit einem aus gleichen Zellen bestehenden Zellstrange, welcher sich nach rückwärts bis zur Grenze des vordersten Drittels des Wurmes erstreckt. Auch hier liegen die Zellen dicht unter der Muskulatur, welche sie noch in feinen Faserzügen auf dem Schnitte bedeckt.

Sonst findet man in dem Granulationsgewebe noch zahlreiche feine, schlanke Zellen von Spindelform mit zwei oder drei schmalen Fortsätzen, wodurch sie mit einander in Verbindung stehen und so ein Maschenwerk bilden; außerdem kommen noch kleinere, rundliche Zellen mit schwach gefärbtem Protoplasma und stärker gefärbtem Kern vor. Der Darm ist an seinem Vorderende geschlossen; er schiebt sich allmählich weiter nach dem Körperepithel zu, an welchem an der Spitze der Knospe eine Verdickung der Zelllagen um das zwei- bis dreifache eintritt. In weiteren Stadien bemerkt man nun das Auftreten der intra vitam schon wahrgenommenen, birnförmigen Verdickung des Darmes an seinem Vorderende, während im Inneren sich ein schmaler Hohlraum bemerklich macht (Fig. 8). Die vordere Spitze des Mitteldarmes, welche schon das äußere Epithel berührt, ist etwas abgerundet. Man erkennt die Mitteldarmzellen deutlich an ihrer differenten Farbe, sie sind dunkler gefärbt wie das äußere Epithel, und an der Lage und Richtung der Zellkerne; diese sind nämlich parallel der Achse des Mitteldarmes gerichtet, während die Kerne der äußeren Epithelien parallel der Oberfläche gelegen sind und nur am inneren Rande durch den vordringenden Darm etwas zur Seite geschoben sind. Ich muss aber den Angaben SEMPER's beistimmen, welcher der geringen Verschiedenheit der Zellengruppen in der wachsenden Kopfzone Erwähnung thut; gerade aus diesem Grunde ist Naïs kein so gutes Objekt zu Beobachtungen. Dieser Übelstand ist um so mehr zu beklagen, als gerade Naïs sich wegen seiner leichten Beschaffbarkeit und seines sehr großen Regenerationsvermögens, — hier möchte ich die Angabe BÜLOW's (17) zurückweisen, dass die Naïden das Vermögen der Regeneration von Vorder- und Hinterende in geringerem Maße besäßen, — vorzüglich zu solchen Versuchen eignen würde. In späteren Stadien sieht man, wie der Darm immer mehr in das Körperepithel hineinragt, und wie nun auch im Alter von vier Tagen eine deutliche Verdickung der Darmwand im vorderen Theile eingetreten ist, in welcher sich Höhlungen bilden — es ist dies als Schlundkopfanlage aufzufassen. Nach meinen Untersuchungen wird der Schlundkopf bei der Regeneration vom Entoderm gebildet, während er bei der Embryonalentwicklung bekanntlich ziemlich übereinstimmend auf das Ektoderm zurückgeführt wurde.

Nachdem sich der Schlundkopf noch mehr differenzirt hat, wobei namentlich seine dorsale Wand sich bedeutend weiter nach oben zu vorwölbt, so dass sie nur durch eine kleine Schicht Mesenchym-

gewebe vom Körperepithel getrennt ist (Fig. 9) und in Folge dessen das vordere Ende mehr und mehr zugespitzt wird, sieht man, wie die Spitze des Mitteldarmes sich durch das äußere Körperepithel durchschiebt und nach außen mündet, indem es die Epithelzellen einfach zur Seite drängt (Fig. 9 *m*). Die weitere Ausbildung des Schlundkopfes rührt von einer lebhaften Theilung der Zellen her, wie es zahlreiche Kerntheilungsfiguren beweisen (Fig. 9 auch in der vorderen Spitze). Es kommt also in diesem Falle zu einer Bildung des Vorderdarmes einzig und allein aus dem Mitteldarm, während sich das Körperepithel nur passiv verhält und keine Spur von einer Einstülpung erkennen lässt. Späterhin haben die Mundhöhle und der Pharynx ihre gewöhnliche Gestalt angenommen (Fig. 10), und das Vordertheil entspricht genau dem eines normalen Wurmes.

Die Regeneration des Nervensystems greift schon ziemlich frühzeitig Platz. Wir finden schon den vollständig ausgebildeten Schlundring nebst oberem und unterem Schlundganglion, bevor der Schlundkopf mit der Außenwelt in Verbindung getreten ist. Nach meinen Beobachtungen scheint sich das untere Schlundganglion durch Theilung der Zellen zu ergänzen, welche noch von dem Ganglion übrig geblieben sind, ich habe wenigstens Kerntheilungsfiguren in den dort gelegenen Ganglienzellen beobachtet. Die Kommissuren sind dicht unter dem Ektoderm gelegen und scheinen nach vorn und oben dem oberen Schlundganglion entgegen zu wachsen. Das letztere entsteht durch eine Einwucherung vom Körperepithel aus, man kann nämlich an einigen Präparaten sehen, wie das Zellenlager, welches das obere Ganglion bildet, im Zusammenhang mit den Epithelzellen steht; in diesem Theile des Körperepithels sind zahlreiche Kerntheilungsfiguren zu beobachten, also ein Beweis dafür, dass hier eine lebhafte Neubildung von Zellen stattfindet; eben solche Kerntheilungsfiguren sind in dem, das obere Schlundganglion zusammensetzenden Zelllager zu finden. Ich möchte es aber nach meinen Befunden dahingestellt sein lassen, ob das obere Ganglion allein aus dem Ektoderm entsteht, oder ob zu seiner Entwicklung auch die Kommissuren mit beitragen, wie SEMPER annimmt.

5. Zusammenfassung der Ergebnisse.

Die Versuche bei Naïden haben ergeben, dass dieselben ein großes Regenerationsvermögen besitzen. Vorder- und Hinterende wird gleich gut regenerirt. Die Neubildung des Mundes und Afters entsteht durch Verschmelzung des

Mitteldarmepithels mit dem Körperepithel, ohne dass sich hierbei eine Einstülpung des letzteren betheiligt. Vorder- und Enddarm entstehen also bei der Regeneration aus dem Entoderm.

III. Lumbriciden.

Von den terricolen Oligochäten untersuchte ich drei Arten, und zwar:

1) Allolobophora foetida,
2) Allolobophora terrestris,
3) Lumbricus rubellus,

bestimmt nach den Monographien von ROSA (78) und BEDDARD (6b).

1. Litteratur.

Die Regenwürmer sind sehr viel zu Versuchen verwandt worden, welches wohl seinen Grund in der leichten Beschaffbarkeit des Materials gehabt hat. Schon RÉAUMUR und BONNET (10) fanden bei Lumbricus eine große Regenerationsfähigkeit; Kopf sowohl wie After wurden von abgeschnittenen Stücken neu gebildet; RÉAUMUR erwähnt besonders, dass Schwanzenden leichter entständen wie Köpfe, namentlich wenn der Wurm in mehr als zwei Theile zerlegt worden ist; gute Ernährung und Pflege wären nöthig. BONNET fand auch abnorme Regenerationsvorgänge, indem in einem Falle anstatt eines Kopfes ein Schwanz am Vorderende entstanden sei (!), und ein anderer Wurm zwei Schwänze erzeugt haben soll. Wichtige Resultate hat LEO (60) erhalten; in seiner Schrift: De structura Lumbrici terrestris sagt er: »Lumbricos transversim sectos in terra humida per plures menses vivos servavi neque vis vitalis fragmentorum imminuta mihi videbatur. Novas appendices e parte laesa propullantes nunquam observavi, annulorum autem constrictione nascitur anus artificialis sive os. Quando sectio vermis in annulorum interstitio fit, admodum facile fibrae circulares sphincteris instar sese contrahunt. Si autem annulus in medio dissectus est, tunc contractione annuli proximi, quae prioris annuli pars relicta fuit, subito deiicitur. Saepius etiam plures annuli contractione vermis discedunt et singulos dejectos per non multos dies vivos servavi.«.

MORREN (68) theilt in seiner Preisschrift De historia naturali Lumbrici terrestris mit, dass Kopfstücke zwar einen neuen After, aber Afterenden keinen neuen Kopf bilden könnten.

SAN GIOVANNI (81) zerschnitt drei Exemplare von Lumbricus terrestris am unteren Rande des hervorragenden Bandes (Clitellum d. Verf.); nach zwölf Tagen fand er das Ende der ersten Hälfte abgerundet kegelförmig und mit einem Loche versehen, welches dem Anus ganz ähnlich war; die Länge schien jedoch nicht zugenommen zu haben. Bei den hinteren Hälften soll sich auf Kosten der dem Schnitt benachbarten Ringe eine Art Anus, der aber klein war, gebildet haben. Nach 24 Tagen hatten die Vorderhälften fünf bis sechs Ringe neu gebildet, die denselben Durchmesser wie der andere Körper, aber eine hellere, durchsichtigere Farbe und eine größere Empfindlichkeit besaßen. Der neue Schwanz ist kegelförmig, der Anus bei allen wohl gebildet. Die neu

hinzugekommenen Theile, wie Darm, Rückengefäß und Nervensystem waren deutlich zu erkennen. Der große Ring war verschwunden. Die hinteren Hälften waren dünner, biegsam und die Extremität, wo der Kopf hervorkommen sollte, mehr zugespitzt und fing an, sich in Form eines Kopfes zu bilden; der Mund hatte fast dieselbe Größe wie der After. Der Kopf nahm eine kegelförmige, zugespitzte Form an, indem er sich derjenigen des wirklichen Kopfes näherte. Die Ausbildung ging so allmählich weiter, bis das Thier nach sieben Monaten fast vollständig einem normalen glich; einzige Ausnahme machte der Schwanz, welcher mehr kegelförmig und der Kopf, der stumpfer und weniger zugespitzt wie der alte war.

Goetze, Mazonelli und Lyonet kamen zu ähnlichen Resultaten.

Ed. Grube (32) hat an Lumbricus variegatus Müller und ihm verwandten Arten Versuche angestellt; er sagt darüber: »Die Reproduktionskraft dieses Wurmes ist eben so groß wie seine Reizbarkeit. Selbstzerstückelung habe ich oft ohne besonderen Anlass beobachtet, sie erfolgte aber auch, wenn man den Körper hart berührte, und besonders beim Einsetzen in Weingeist. Sehr häufig bemerkt man Individuen mit reproducirten Schwänzen, die man in der Regel an ihrer geringeren Breite, vollkommeneren Durchsichtigkeit und der Kürze der Segmente erkennt. Die Reproduktionskraft ist bei dieser Art nicht minder als bei der vorigen (Euaxes filirostris); Exemplare mit einem neu angesetzten Schwanz sind häufig, und die Bildung von Kopfenden erinnere ich mich auch öfter gesehen zu haben.«

Andere Forscher hatten bei ihren Versuchen nicht dasselbe Glück, so Valmont de Bomare, M. Bosc und Vandelli, welche nur negative Resultate erzielten, so dass sich Bülow (15) zu dem Ausspruch bewogen sieht: »Es ist die Frage über die Regenerationsfähigkeit der Regenwürmer somit noch nicht endgültig entschieden, da auf beiden Seiten tüchtige Forscher stehen, ihre Resultate aber nicht in Einklang zu bringen sind, zumal andere Beobachter, wie Williams und C. Vogt wieder die Richtigkeit der früheren Angaben bezweifeln, welche für das Reproduktionsvermögen sprechen.«

Newport (71) beobachtete bei einem lebenden und zwei Spirituspräparaten, dass mehr als ein Drittel des hinteren Körpertheiles neu gebildet war. Die Theile waren kleiner im Durchmesser, die Segmente waren kürzer, die Farbe heller und das Gewebe zarter. Er führt diese Fälle an, um nachzuweisen, dass Williams (94) bei seinen Versuchen kein Glück gehabt habe. Nachdem der letztgenannte Autor in seiner Schrift die Experimente von Bonnet und Spallanzani erwähnt hat, fährt er fort: »On the authority of hundreds of observations laboriously repeated at every season of the year, the author of this report can declare, that there is not one word of truth in the above statement.«

So schrieb Williams noch in den fünfziger Jahren, und trotz seiner ausdrücklichen Versicherung, dass er Alles genau untersucht habe, hat der Autor doch sehr Unrecht. Vielmehr haben gerade die Untersuchungen der letzten Decennien die schon vor 100 Jahren festgelegten Resultate voll und ganz bestätigt. Während die Autoren sich bisher damit begnügten, einfach die Regenerationsfähigkeit festzustellen und die Zeit, in der sie erfolgte, ist von den späteren Forschern das Hauptgewicht auf die feineren histologischen Vorgänge bei der Reproduktion gelegt worden.

Adele Fielde (26) untersuchte exstirpirte Stücke von Lumbricus terrestris. Die Würmer lebten im Wasser ohne Nahrungsmittel 11 bis 14 Tage,

doch musste das Wasser täglich erneuert werden. Einwirkung von Licht oder Dunkelheit konnte nicht festgestellt werden. Andere Würmer, denen 20 bis 30 Segmente vom Hinterende entfernt waren, wurden in feuchter Erde gehalten und blieben 40 Tage am Leben, sie erschienen gesund und wohlgenährt, aber ohne Spur von Neubildung. Es bildeten sich nur zwischen den Segmenten neue Halbsegmente »after a method which ladies in sewing call a gusset«. Einige Würmer zeigten fünf solcher Segmente, die bei gesunden Würmern nie beobachtet wurden. Sie traten in unregelmäßigen Entfernungen an den Seitentheilen des Wurmes auf und schienen eine Art von Wachsthum zu bilden, das bisher noch nie bei Regenwürmern beobachtet wurde; die ausgeschnittenen Theile regenerirten. Neun Würmern entfernte sie die fünf vorderen Segmente und damit auch das Gehirn, welches sich im dritten, und das Unterschlundganglion, das sich im vierten Segmente befindet. Alle blieben in feuchter Erde am Leben, und ein Theil der Thiere hatte die entfernten Segmente neu gebildet. Die Art und Weise der Regeneration der fünf ersten Segmente schildert sie kurz in folgenden Hauptpunkten:

»1) Vereinigung der Wundränder, die Wunde verheilend.

2) Eine Verlängerung dieser Haut, eine durchsichtige, weiße Röhre bildend, welche vorgestreckt und in den ursprünglichen Wundrand eingezogen werden konnte.

3) Die Bildung der Lippe oder Proboscis auf der oberen Seite der Röhre.

4) Segmentation von dem vorderen Ende des regenerirten Theiles rückwärts gehend, bis die normale Zahl Segmente gebildet ist.

5) Farbstoffablagerung in der Epidermis der neuen Segmente und Erweiterung derselben bis zum Durchmesser der alten.

Nach 40 Tagen waren die Segmente schon regenerirt, so dass die Thiere äußerlich vollständig erschienen, aber in den Schnitten war noch kein Gehirn sichtbar. Nach 45 Tagen hatten sich Blutgefäße im normal regenerirten Pharynx verzweigt, aber ein Gehirn war noch nicht angelegt. Nach 58 Tagen war das Unterschlundganglion und der Schlundring normal gebildet, aber das Gehirn war halb so groß wie normal und die Theile waren durch einen Zwischenraum getrennt, der ungefähr die Größe eines der Theile selbst besitzt.«

Bülow (15) hat eingehende histologische Untersuchungen über die Keimschichten des wachsenden Schwanzes bei Lumbricus variegatus angestellt, und ist dabei zu wichtigen Resultaten gekommen, die ich genauer berücksichtigen muss, weil sie später bei Besprechung meiner gewonnenen Resultate von großer Bedeutung sind. Er schickt der Besprechung seiner an Schnittserien gewonnenen Resultate einige allgemeine Bemerkungen voraus, die in dem Satze gipfeln: »Die histologischen Vorgänge bei der Bildung der einzelnen Organe im wachsenden Schwanzende und in sich regenerirenden Theilen des Annelidenkörpers sind denjenigen gleich, welche bei seinem Aufbau im Embryo stattfinden.«

Es ist dies eine Verallgemeinerung der Ansicht Semper's (84), welcher sagt, »dass die Bildungsweise des Bauchmarkes am wachsenden freien Afterende der geschlechtslosen Naïden übereinstimmen müsse mit derjenigen desselben Organs im Embryo auch der übrigen Oligochäten«.

Die wichtigsten Ergebnisse der Bülow'schen Untersuchungen sind folgende:

1) Das Mesoderm entsteht durch Einwucherung von Zellen, welche an der Übergangsstelle von Ento- und Ektoderm ihren Ursprung nehmen.

2) Der centrale Theil des Bauchnervensystems, dessgleichen die Spinalganglien entstehen aus einer paarigen Ektodermanlage, es kommen keine mesodermalen Elemente hinzu.

3) Die Muskelplatten und muskulösen Elemente sind mesodermalen Ursprunges, dessgleichen die Segmentalorgane, Leberzellen und Blutgefäße.

4) Borsten und nervöse Seitenlinien entstammen aus dem Ektoderm. Das Mesoderm entsteht also nach der Ansicht BÜLOW's aus Ekto- und Entoderm, während SEMPER (84) es als sehr wahrscheinlich aus dem Ektoderm, welche Ansicht auch KLEINENBERG (51) bei Lopadorhynchus vertritt, und REPIACHOFF (77) gar aus dem Entoderm entstehen lässt.

BÜLOW schließt: »Die caudalen oder Schwanzkeimschichten sind den embryonalen Keimblättern dynamisch gleichwerthig, da sie dieselben Organe bilden wie diese. Nur in der Entstehung der Mesodermschicht, als des ersten Differenzirungsproduktes der primären zwei Schichten, ist eine Modifikation eingetreten: sie nimmt nicht mehr wie im Embryo aus dem Ektoderm ihren Ursprung, sondern aus derjenigen Stelle, wo äußere und innere caudale Keimschicht in einander übergehen. Kurz bei den Oligochäten sind caudale und embryonale Keimschichten dynamisch gleichwerthige Primitivorgane.«

Beim Niederschreiben dieser Arbeit erhalte ich die Dissertation von HESCHELER (36): Über Regenerationsvorgänge bei Lumbriciden. Der Autor kommt zu dem Schluss, »dass die Regenerationsfähigkeit entsprechend dem steigenden Verlust an vorderen Segmenten abnimmt. Die Sterblichkeitsziffer wird höher, das Auftreten und die weitere Ausbildung der Regenerat verlangsamt sich oder besser gesagt, variirt sehr individuell; stets werden weniger Segmente regenerirt, als abgeschnitten wurden, und zwar, das ist von Wichtigkeit, steigt die Zahl der neugebildeten Segmente, die Beschränkung vorausgesetzt, nicht irgendwie proportional der Zahl der abgeschnittenen Ringe; meist werden vier regenerirt. Diese Verhältnisse gelten nun in erster Linie für Allolobophora terrestris.

Was die Stücke, die aus den 15 ersten Segmenten bestanden, anbetrifft, so wurde festgestellt, dass sie meist innerhalb der ersten Woche starben; einige lebten 36 bis 40 Tage, ohne aber Zeichen von Regenerationserscheinungen zu äußern. Bei Verlust größerer vorderer Partien (als 15 Segmente) traten noch ausnahmsweise Regenerationsknospen auf, die sich aber nicht weiter entwickelten. Eine bestimmte Grenze für die Regeneration des Kopfes existirt daher nicht. Gewöhnlich werden etwa vier Segmente regenerirt. Die Regeneration des Hinterendes geht sehr viel leichter vor sich, wie die zahlreichen Funde von Individuen mit regenerirtem Schwanz beweisen. Dennoch wurden bei den Versuchen relativ wenig Fälle solcher Regenerationen beobachtet. Es tritt das Regenerat als langes, dünnes Anhängsel mit vielen Segmenten plötzlich auf. Die Beobachtungen sprechen dafür, dass diese Art der Regeneration vor Allem in der wärmeren Jahreszeit stattfindet. Ob daneben noch eine langsamere Neubildung von hinteren Segmenten vorkommt, kann nicht sicher entschieden werden. Alle Fälle, die zur Prüfung dieser Frage herangezogen wurden, sprechen für das Gegentheil.«

Um nun noch kurz die bei der embryonalen Entwicklung vor sich gehenden Processe zu berühren, führe ich VEJDOVSKÝ (88) an:

»Das nächste Stadium ist charakterisirt durch das Vorhandensein des Stomodaeums, welches in dem ersten Momente seiner Entstehung als eine kurze aber ziemlich weite Röhre der eingestülpten Hypodermis am Rande des Blastoporusrestes erscheint. Die Einstülpung des Epiblastes zur Bildung des Proctodaeums am hinteren Körperende findet erst in sehr späten Entwicklungsstadien statt und nimmt anfänglich nur das letzte Segment an der Dorsalseite ein. Neuere Untersuchungen an jüngeren Stadien lehren indessen, dass das Pharynxepithel aus den modificirten Hypoblastzellen sich aufbaut.«

Wilson (9) und Kowalevski (54) sagen übereinstimmend, dass sowohl das Stomodaeum wie auch das Proctodaeum durch Epiblasteinstülpung entstände.

2. Untersuchungsmethode.

Die Lumbriciden wurden durch Messerschnitte in zwei oder mehr Theile zerlegt und zwar wurde die Theilungsebene bald in der Mitte, bald näher dem Vorder- oder dem Hinterende angelegt. Nach dem Durchschneiden zeigten die kopflosen Hinterenden eine sehr große Beweglichkeit und zwar so, dass sie sich etwas zusammenkrümmten und um ihre Längsachse rotirten. Die Vorderenden krümmten sich Anfangs auch ziemlich heftig nach beiden Seiten hin, sie beruhigten sich indessen bald wieder und verkrochen sich in den Gefäßen. Durch die nach der Durchschneidung eintretende heftige Kontraktion der Ringmuskulatur kam es bald zu einem Stehen der Blutung. Der Darm und das ihn umgebende Gewebe ragte als fein gekräuselte, bräunlich gelb gefärbte Masse über die Schnittfläche hervor. Zuerst hielt ich die Würmer in Erde, welche vorher auf das Vorhandensein anderer Würmer genau untersucht worden war, die in porösen Thontöpfen (Blumentöpfen) sich befand, dessen Bodenöffnung durch ein feines Drahtsieb verschlossen war. Das obere, freie Ende verschloss ich durch mehrfache Lagen von Leinwand. In diese Töpfe wurden die zerschnittenen Würmer hinein gesetzt; die Vorderenden wühlten sich bald in die Erde ein und entzogen sich so der Beobachtung. Die Töpfe selbst wurden im Garten eingegraben, so dass sie vollständig von Erde umgeben waren, und so die Feuchtigkeit und die Luftcirkulation sich der im Topfe enthaltenen Erde mittheilen konnte. Hierdurch hatte ich die Würmer in Lebensbedingungen gebracht, welche sich ihren natürlichen möglichst näherten. Tagtäglich wurden die Thiere nachgesehen, und ihre Regeneration beobachtet. Dieselbe ging auch anstandslos von

statten. Die dieser Methode anhaftenden Übelstände stellten sich jedoch erst später heraus. Wenn nämlich die Würmer konservirt waren und nun in Schnittserien zerlegt werden sollten, so war das Schneiden einfach unmöglich, weil der erdige Darminhalt die Schnitte zum Zerreißen brachte und das Messer bald unbrauchbar machte. So gut diese Methode für die Regeneration selbst war, so unbrauchbar war dieselbe für die spätere histologische Untersuchung; ich musste daher eine andere versuchen, welche diese Schwierigkeiten umging. Die von Fielde vorgeschlagene Methode, die Würmer in Wasser zu halten, konnte aus dem einfachen Grunde nicht benutzt werden, weil hierbei die Würmer nur 14 Tage am Leben zu erhalten waren, wenngleich täglicher Wasserwechsel stattfand, und zur Regeneration der Köpfe eine bei Weitem längere Zeit nöthig war. Ich brachte desshalb die Thiere in Glasgefäße, die mit Glasdeckel verschließbar und mit zerpflücktem Fließpapier bis zur Hälfte locker gefüllt waren; dieses Fließpapier wurde angefeuchtet erhalten und täglich erneuert. Hier hielten sich nun die Regenwürmer lange Zeit hindurch lebensfähig. Entgegen der Ansicht Friedländer's (30), der Würmer so nur drei bis vier Wochen erhalten konnte, habe ich Würmer über zwei Monate erhalten und zwar nicht allein nur kümmerlich ihr Leben fristend, sondern regenerationsfähig. Aus den Hinterenden entleerte sich der Darminhalt auf natürliche Weise, zumal da keine neue Nahrung aufgenommen werden konnte; anders verhielt es sich jedoch mit den Vorderenden. Hier trat bald durch die Verwachsung der Wundränder ein Verschluss ein, so dass der noch im vorderen Theile des Darmes vorhandene erdige Darminhalt nicht mehr entleert werden konnte und daher beim Schneiden der Objekte in gleicher Weise störend wirkte. Um diesen Übelstand ganz zu vermeiden, brachte ich die normalen Würmer so lange in Fließpapier, bis sie den erdigen Darminhalt ganz entleert hatten; dies ließ sich leicht durch die grau-schwärzlichen Kothballen im Darme feststellen. Hierüber vergingen drei, vier bis fünf Tage. Nachdem nun der Darmkanal der Thiere vollständig leer war, zerschnitt ich die Würmer und setzte sie wieder in feuchtes Fließpapier, und ich fand, dass die Lebensenergie und Regenerationsfähigkeit durch diese Karenzzeit keinerlei Störung erlitten hatten, vielmehr geschah die Regeneration eben so vollständig und gut wie bei meiner ersten Methode. Ich hatte nun erreicht, dass der Darminhalt nur aus Fließpapierballen bestand, welcher zwar auch beim Schneiden etwas hinderlich war, jedoch keine erhebliche Störung beim Anfertigen der Schnittserien

verursachte, ausgenommen, dass das Messer sehr bald stumpf wurde. Auch dieser kleine Übelstand ließ sich später noch dadurch umgehen, dass die Würmer in angefeuchtetes weiches Linnen eingeschlagen wurden; sie hielten sich hierin eben so gut lebens- und regenerationsfähig wie im Fließpapier und besaßen einen vollständig leeren Darmkanal, da sie keine Nahrung aufnehmen konnten. Die Würmer wurden durch Übergießen mit heißer Sublimat-Alkohollösung oder Pikrinschwefelsäure getödtet und konservirt; wenn der Augenblick abgewartet wurde, in dem die Würmer eine möglichst gestreckte Lage eingenommen hatten, und dann die Konservirungsflüssigkeit schnell darüber geschüttet wurde, so veränderten die Thiere ihre Lage nur wenig. Die Einwirkungsdauer der Konservirungsflüssigkeit betrug 10—15 Minuten, je nach der Größe der Thiere. Die Färbung der gehärteten Stücke geschah in toto mit Boraxkarmin und Hämatoxylin, welche beide Farblösungen gute Bilder ergaben. Es wurden 10 μ dicke Schnitte in sagittaler Richtung angefertigt.

Die Theilstücke mehrerer an demselben Tage zerschnittener Würmer wurden in ein Glasgefäß gesetzt, welches durch einen Glasdeckel sicher verschließbar war. Die Regenerationsfähigkeit war eine verschiedene, und zwar richtete sich dieselbe nach dem Alter der Thiere, indem sich junge Thiere, wie auch wohl anzunehmen war, schneller regenerirten wie alte, ausgewachsene und nach der Jahreszeit. Der letztere Faktor ist von größter Wichtigkeit; am günstigsten ist das Frühjahr und der Sommer, während die Regeneration im Herbst und Winter nur eine sehr langsame und unvollkommene war. Die Zeit, die bis zur Neubildung des Vorderdarmes verstreicht, ist erheblich größer wie die zur Bildung des Enddarmes; die Zeitdauer ist aber in beiden Fällen keine konstante Größe, sondern sie unterliegt mitunter sogar großen Schwankungen bei den einzelnen Thieren. Viele Würmer hatten nämlich nach sechs bis sieben Wochen noch keinen neuen Mund gebildet, während andere, unter den gleichen Bedingungen gehaltene, schon nach vier Wochen damit versehen waren; es liegt der Grund hierfür höchstwahrscheinlich in der individuellen Lebensenergie. Ein Theil der zerschnittenen Würmer starb ab, jedoch war dies nur ein kleiner Procentsatz, welcher sich nachher bei den verbesserten Methoden noch verringerte, so dass bei der nöthigen, sorgfältigen, täglichen Beobachtung der Thiere und sofortiger Entfernung abgestorbener oder im Absterben begriffener Stücke, verbunden mit Reinigung der Gläser, Erneuerung des Fließpapiers resp. Auswaschen und Anfeuchten des Leinens nur

wenige Stücke abstarben. Das Absterben gab sich dadurch zu erkennen, dass die Theilstücke eine geringere Reizempfindlichkeit und Beweglichkeit zeigten; das absterbende Ende, immer das der Operationsstelle, nahm eine weißlich graue Farbe an, das Lumen des Wurmes war nicht mehr so gut gerundet, sondern flachte sich etwas ab, und schließlich fiel der Wurm bei eingetretenem Tode flach zusammen. Bei den Theilstücken kam es bezüglich der Regenerationsfähigkeit auf ihre Größe nicht an, wenngleich größere Stücke sich im Allgemeinen schneller regenerirten wie kleine, so konnte ich doch auch an kleinen, nur aus einzelnen Segmenten bestehenden Theilstücken die Regenerationserscheinungen beobachten. Schon makroskopisch zeigt sich die Regeneration von Vorder- und Enddarm verschiedenartig; ich werde im Folgenden zuerst die Neubildung des Enddarmes und dann die des Vorderdarmes besprechen.

3. Die Neubildung des Enddarmes.

Die Regeneration des Enddarmes erfolgt in folgender Weise: Nach dem Durchschneiden der Würmer führen die Kopfenden ziemlich lebhafte Bewegungen aus, die sich in Krümmungen und Drehungen um die Längsachse kund geben; jedoch zum Unterschied von den kopflosen Hinterenden hören hier die nur vom momentanen Schmerz diktirten zwecklosen Bewegungen früher auf und weichen koordinirten, zielbewussten; die Theilstücke verkriechen sich alsbald in dem Fließpapier resp. Linnen und beruhigen sich nach kurzer Zeit vollkommen. An der Schnittstelle bemerkt man eine Kontraktion der Muskulatur und der Hypodermis, so dass der mehr oder weniger bräunlich gefärbte Darm einige Millimeter die Schnittfläche nach hinten überragt. Mit der Zeit wird diese frei zu Tage stehende Darmknospe kleiner und kleiner, sie zieht sich in die Wunde zurück und wird auch von dem sich neu bildenden Granulationsgewebe eingeschlossen, bis nach verhältnismäßig kurzer Zeit die ganze Schnittstelle verheilt, d. h. von dem Körperepithel vollständig überzogen ist. Makroskopisch zeigt sich alsdann das Hinterende des Wurmes als eine vollständig geschlossene Kuppe von geringer Größe, welche sich durch ihre helle, beinah durchsichtige Farbe deutlich von dem alten Theile des Wurmes unterscheidet. Von dem Verhalten des Darmes in diesem neuen Theile kann man bei Lupenvergrößerung nichts bemerken, welches wohl darin seinen Grund hat, dass der Darm vollständig frei von Darminhalt ist, da die Thiere ja keine Nahrung finden und zu sich nehmen können. Nach kurzer

Zeit tritt nun auf der Kuppe dieser neu gebildeten Knospe ein Spalt auf, welcher den After darstellt, der denn auch bald in Funktion tritt. Diesen letzteren Umstand konnte ich leicht bei denjenigen Theilstücken feststellen, welche ich in feuchter Erde oder Fließpapier hielt, weil alsdann der Darm mit Nahrungsballen angefüllt war, welche weiter nach hinten rückten und durch diesen neuen Spalt entleert wurden.

Bei einzelnen Thieren bildete sich ein oder zwei Segmente vor der Schnittfläche ein Kontraktionsring, der allmählich tiefer wurde und schließlich das mit der Wunde versehene Ende vollständig abschnürte. Es trat also in diesem Falle eine Selbstverstümmelung der Thiere ein, weil diese offenbar den geschehenen Eingriff nicht vertragen konnten und derartig dagegen reagirten. Die Zahl solcher Fälle war aber nur sehr gering; die Art und Weise der Bildung des neuen Afters ging dann in genau derselben Weise vor sich. Es ist mir hierdurch geglückt, zu gleicher Zeit nachweisen zu können, dass in den Fällen von Selbstverstümmelung die Regeneration in derselben Weise vor sich geht wie bei künstlicher Durchtrennung, obwohl der erste Akt doch ein mehr natürlicher ist, da ja bekanntlich gerade die Lumbriciden sehr leicht Theilstücke ihres Körpers abschnüren und wieder ergänzen können, wie man im Frühjahr und Sommer an sehr zahlreichen aus dem Boden erworbenen Exemplaren sehen kann; die neugebildeten Theile zeichnen sich bekanntlich durch ihre hellere Farbe in Folge von Pigmentmangel vor den alten Theilen aus. Die Regeneration des Enddarmes geschah im Gegensatz zu der des Vorderdarmes unverhältnismäßig schnell; dieses findet seine Erklärung wohl in der größeren Einfachheit der Verhältnisse am Hinterende im Gegensatz zu den komplicirteren am Vorderende der Würmer. Nach sechs Stunden zeigten die Hinterenden noch deutlich die Wunde und den dieselbe überragenden, zusammengefalteten Darm; nach zehn Stunden ist der vorliegende Darmtheil schon ein gut Theil kleiner geworden, und diese Verkleinerung geht langsam weiter, so dass nach 24 Stunden schon das Darmende von der Außenwelt vollständig abgeschlossen sein kann. Es ist dieser Zeitpunkt natürlich nicht für alle Fälle maßgebend, sondern es treten individuelle Variationen auf, so dass z. B. ein anderes Thier derselben Species nach genau derselben Zeit ein noch nicht verheiltes Afterende zeigen kann, während das eines anderen schon vollständig vernarbt ist. Jedenfalls erstreckt sich dieser Unterschied nach meinen Erfahrungen aber kaum über 24 Stunden hinaus, so dass nach einem resp. zwei Tagen

das Hinterende des Wurmes durch eine aus hellem, durchsichtigen Gewebe bestehende Knospe verschlossen ist. Nach weiteren 24 Stunden, also am dritten resp. vierten Tage kommt es dann zur Bildung des neuen Afters, der nach seiner Entstehung auch sofort in Funktion tritt. Schnittserien geben uns Auskunft über die näheren Vorgänge bei dieser Bildung. Die Erkenntnis der Thatsachen wird nun durch einen Umstand wesentlich erschwert. Schon beim Schneiden normaler Hinterenden fiel es mir oft auf, dass die Darmwand sich nicht einfach mit der äußeren Haut im Afterspalt verband, sondern dass der Darm in seinem letzten Ende eine zahlreiche Fältelung zeigte, so dass also auf einem Sagittalschnitte im After nicht nur die beiden Darmwände mit dazwischen gelegenem, freien Lumen sichtbar waren, sondern dies Lumen wurde von zwei bis vier bis sechs angeschnittenen Falten so ausgefüllt, dass zwischen ihnen nur sehr schmale Gänge übrig blieben. Analog verhält es sich nun mit den neu regenerirten Hinterenden, und hierdurch wird naturgemäß das Verständnis der Vorgänge ganz erheblich erschwert. Das Granulationsgewebe und zumal das neu gebildete Körperepithel ist so zart, dass sich eine Beschädigung desselben selbst bei vorsichtigster Behandlung und Konservirung des Objektes kaum vermeiden lässt.

Das Granulationsgewebe besteht nun histologisch aus einer Masse dicht an einander gelagerter Zellen, deren Grenzen nicht deutlich sichtbar sind. Das Protoplasma färbt sich nur ganz schwach und ist nur geringgradig feinkörnig. Die Kerne sind distinkt gefärbt und zeigen eine verschiedenartige Gestalt; ein Theil derselben ist elliptisch, ein größerer Theil rundlich oder länglich; die Kernkörperchen sind nur klein. Dieses neu gebildete Gewebe steht mit dem Mesoderm der Leibeshöhle im Zusammenhang und ist also einfach durch Neubildung und Wucherung der Zellen desselben entstanden, welche eine Umlagerung nach diesem Theile erfahren haben. In dieser Zellenmasse findet man ein mehr oder weniger weitmaschiges Lückensystem. In den äußeren Schichten des Granulationsgewebes, nach dem Ende der Knospe zu, werden die Zellen kleiner, mehr elliptisch und liegen in mehreren Lagen über einander; die Kerne derselben sind deutlich gefärbt und gleichfalls länglich (Fig. 15 *mes*). Je älter das Granulationsgewebe wird, um so mehr schwinden die in ihm vorhandenen Lücken, es wird durch Aneinanderlagerung der Zellen dichter und fester; die Zellgrenzen werden deutlicher und die Zahl der über einander gelagerten Zellschichten nach dem Körperepithel zu wird größer. Die Muskulatur hört an

der Schnittstelle ziemlich plötzlich auf und setzt sich nicht weiter nach hinten zu fort (Fig. 16 *mu*). Der epitheliale Überzug ist in späteren Stadien, nach ein oder zwei Tagen, auf der ganzen neu gebildeten Knospe vorhanden; die neu gebildeten Epithelzellen sind um so kürzer und abgeplatteter, je mehr sie sich vom Mutterboden entfernen (Fig. 15 *ep*). Das am hinteren Ende geschlossene Darmrohr (Fig. 15 *md*) wächst nun allmählich weiter nach hinten, und dies Vorwärtsdringen geschieht in der Mehrzahl der Fälle nicht in toto, sondern in Gestalt von einem oder mehreren Divertikeln, die sich immer weiter nach hinten hinschieben, wie es in Fig. 16 *md* zu sehen ist, wo der eine Divertikel noch eine kleine Strecke von der Hypodermis entfernt ist, während der andere schon nach außen durchgebrochen ist.

Das Körperepithel zeigt bis zu diesem Zeitpunkte keinerlei Veränderung; es überzieht gleichmäßig die ganze neue Knospe und lässt nicht das Geringste erkennen, welches auf eine Einstülpung desselben schließen lassen könnte. Diese Verhältnisse bleiben so lange bestehen, bis der Mitteldarm das Körperepithel berührt und es nun zu einem Durchbruch des Darmes durch das dünne, schmale äußere Epithel kommt und somit eine Verbindung zwischen dem Darmlumen und der Außenwelt geschaffen worden ist. Fig. 16 giebt uns ein Übersichtsbild über diese Verhältnisse, man sieht die beiden Divertikel des Mitteldarmes (*md*), von denen der untere noch geschlossen ist und sich noch eine kleine Strecke von der Hypodermis entfernt zeigt, während der andere schon das äußere Körperepithel durchbrochen und damit einen neuen After (*a*) gebildet hat. Fig. 17 *a* zeigt bei stärkerer Vergrößerung die Grenze zwischen Darm- und Körperepithel; es ist nur die untere Wand des Enddarmes in der Zeichnung ausgeführt worden, weil die obere Wand sich leider als zerrissen erwies. Man sieht deutlich, wie die langen cylindrischen, mit dunkel gefärbtem Kern versehenen Darmepithelien sich um den Rand des neuen Afters (*a*) nach außen hin umschlagen, um sich dann erst mit dem neu gebildeten Körperepithel (*ep*) zu vereinigen. Dieses neu gebildete Epithel unterscheidet sich dadurch ganz distinkt von den Darmepithelien, dass sein Protoplasma etwas heller ist, die Zellgrenzen nur schwach angedeutet sind, und die Kerne eine mehr runde Gestalt besitzen, wobei sie sich zu gleicher Zeit nicht so stark färben. Die Muskulatur (*mu*) endet an der früheren Schnittstelle abgerundet, ohne sich weiter in das neu gebildete Gewebe hinein fortzusetzen. Aus diesen Schnitten ersieht man deutlich, dass die Bildung des Enddarmes ganz allein

vom Mitteldarm ausgegangen ist, und dass hierbei das äußere Körperepithel nur eine rein passive Rolle gespielt hat. Die Bauchganglienkette endigt auf dem Niveau der Schnittfläche knopfförmig abgerundet und zeigt keinerlei Anzeichen von Neubildung, welches bei der Kürze der Zeit wohl leicht erklärlich sein dürfte; handelt es sich doch nur um drei oder vier Tage!

Die Neubildung des Enddarmes erfolgt in der Weise, dass der Mitteldarm auf der Höhe der Kuppe das Körperepithel durchbricht und mit ihm verlöthet, ohne dass es zu einer Neubildung von Segmenten zu kommen braucht, wie dies auch schon von LEO (60) im Jahre 1820 beschrieben wurde. HESCHELER (36) ist in seiner Arbeit zu anderen Resultaten gekommen, ich möchte jedoch auf diese Arbeit erst nach Besprechung der Bildung des Vorderdarmes eingehen, um Wiederholungen zu vermeiden. Den Ausspruch BÜLOW's (15), »dass die Schwanzkeimschichten den embryonalen Keimblättern dynamisch gleichwerthig sein sollen, da sie dieselben Organe bilden wie diese«, kann ich nach meinen Untersuchungen nicht als richtig anerkennen; denn in diesem Falle hätte der Enddarm durch eine Einstülpung des Ektoderms, d. h. des Körperepithels, gebildet werden müssen, was doch keineswegs der Fall ist, vielmehr entspricht die regenerative Neubildung des Enddarmes der embryonalen Genese nicht.

4. Die Neubildung des Vorderdarmes.

Nachdem sich die des Kopfes beraubten Theilstücke einige Zeit lebhaft bewegt haben, tritt allmählich eine Beruhigung derselben ein, und in der Folge war die Bewegung derselben immer nur eine geringgradige. Der aus der Schnittstelle etwas hervorgequollene Darm wird allmählich wieder eingezogen, es bildet sich von den Wundrändern aus ein helles, durchsichtiges Gewebe, welches die Wundstelle überbrückt und das vordere Körperende verschließt. Mit der Zeit tritt nun eine Retraktion des Darmes ein der Art, dass sich die Mitte der neugebildeten Kuppe dellenförmig einsenkt, so dass sie um 1—1$^1/_2$ mm tiefer zu liegen kommt wie die beiden Ränder. Das helle, durchsichtige Gewebe, welches ich Granulationsgewebe nennen möchte, schrumpft mehr und mehr und nähert dadurch die Hypodermis von allen Seiten her gleichmäßig der Delle, welche in der Regel central, mitunter auch excentrisch gelegen sein kann; die Form derselben ist rundlich oder unregelmäßig dreieckig. Wenn wir eine Schnittstelle etwa elf Tage nach erfolgter Durchschneidung

von oben her betrachten, so sehen wir, wie die Hypodermis von allen Seiten her gleichmäßig bis etwa in die Mitte der Schnittfläche zieht, welche etwas gegen das Niveau derselben eingesunken ist; ich glaube, dass diese Stelle noch den letzten Rest des Granulationsgewebes darstellt, wiewohl es dem anderen Gewebe in Farbe und Aussehen vollständig gleicht und auch von dem Körperepithel überzogen ist, wie die Betrachtung der Schnitte lehrt. Zu dieser Zeit, etwa 10—14 Tage nach der Operation, wird die Bewegung der Thiere eine etwas lebhaftere, und man kann deutlich wahrnehmen, wie eine Stelle des vorderen Körperendes sich bei der Bewegung etwas nach vorn zu vorstreckt, genau so wie beim normalen Thiere die Oberlippe vorgestreckt wird. Im Ruhezustand ist dieser Randtheil wieder in gleichem Niveau mit der übrigen Schnittfläche. Diese geringgradige Verlängerung des dorsalen Wandtheiles, welche anfänglich nur bei der Bewegung der Würmer zu bemerken war, wird mit der Zeit eine bleibende, so dass dadurch das Vorderende der Würmer eine helmförmige Gestalt darbietet, indem der dorsale Rand vorgewölbt ist und die Delle höhlenartig in die Mitte zurücktritt. An dieser tief gelegenen Stelle kommt die neue Mundöffnung zum Vorschein, während sich aus dem etwas verlängerten dorsalen Randtheile die Oberlippe und aus dem übrigen Randtheile die Unterlippe bildet. Es geht also die Neubildung des Vorderdarmes vor sich, ohne dass sich neue Segmente bilden, wie ich besonders hervorheben möchte; nur in vereinzelten Fällen bildete sich auf der Wundfläche ein kleiner, kegelförmiger Zapfen, der Segmentirung erkennen ließ und auf der Spitze des Kegels die Mundöffnung hatte; ich werde später eingehender auf diesen Punkt zurückkommen.

Da der Zeitpunkt der Mundbildung makroskopisch nur sehr schwer und dann immer auch nur annäherungsweise zu bestimmen war, so war ich gezwungen, eine große Menge Material zu schneiden, bevor ich zu den gewonnenen Resultaten gelangt bin. Die Durchsicht der Schnittserien ergiebt nun, dass schon nach kurzer Zeit (vier bis sechs Tagen) die ganze neugebildete Knospe vom Körperepithel überzogen ist; an früheren Stadien konnte ich auf Schnitten keinen Epithelüberzug nachweisen, es zeigte sich immer noch eine Verbindung des Darmes mit der Außenwelt; ich glaube jedoch annehmen zu dürfen, dass schon früher wie nach vier bis sechs Tagen die Knospe mit dem äußeren Epithel überzogen ist, jedoch ist dies neugebildete Epithel so zart und mitsammt dem Granulationsgewebe in so dünner Schicht vorhanden, dass selbst die größte Vorsicht bei

der Konservirung eine Kontraktion des Hautmuskelschlauches und damit eine Sprengung des epithelialen Überzugs zur Folge hat. Der Grund, welcher mich zu obiger Annahme berechtigt, ist der, dass das helle, durchsichtige Gewebe der Knospe schon nach zwei Tagen genau dieselbe gleichförmige Beschaffenheit und denselben Glanz zeigt wie nach vier bis sechs Tagen, zu welchem Zeitpunkte schon ein epithelialer Überzug vorhanden ist, wie die histologische Untersuchung lehrt. Das äußere Epithelgewebe ist in dem neugebildeten Theile kürzer, indem die Zellgrenzen nach innen zu undeutlicher werden; der Kern und das Protoplasma sind mehr nach dem äußeren Ende der Zellen gerückt. Das Protoplasma ist weniger körnig wie das der Mutterzellen. In einiger Entfernung von der Operationsstelle treten zwischen den Epidermiszellen verhältnismäßig große Lücken auf. Die Zellen grenzen am oberen Ende vollständig an einander, verschmälern sich dann aber ziemlich beträchtlich in ihrem Breitendurchmesser, so dass dadurch die erwähnten Lücken entstehen; die Kerne sind in diesen so veränderten Zellen kleiner. Auf der Höhe der Knospe sind diese Veränderungen am größten. Je näher man der Operationsstelle kommt, je größer werden die Zellen und Zellkerne, das Protoplasma nimmt an Menge zu, und die Lücken schwinden mehr und mehr, bis schließlich eine Zelle dicht neben der anderen gelegen ist. In älteren Stadien fehlen diese Lücken, die Epithelien stellen niedrige, kubische Zellen mit deutlichem Kern dar (Fig. 13 *ep*). Die Ringmuskulatur verjüngt sich nach vorn zu alsbald sehr stark, um bald ganz aufzuhören. Die Längsmuskelschicht wird ebenfalls sehr dünn und in ihrer Verlängerung kann man einzelne feine, in zwei- bis dreifacher Schicht über einander liegende Zellen von Spindelform mit deutlich gefärbtem Kern dicht unter dem Körperepithel hinziehen sehen (Fig. 13 *mu*). Das die Hauptmasse der Knospe bildende Granulationsgewebe besteht aus zahlreichen Zellen von platter Form mit schwach sich färbendem Protoplasma und deutlich scharf begrenztem, runden Kern. Die Zellen besitzen an ihrer Peripherie mehrere Ausläufer, die in unregelmäßigen Abständen vom Protoplasmarande abgehen. Diese Ausläufer stehen mit einander in Verbindung und bilden so ein Maschenwerk, dessen Zwischenräume verschieden groß sind (Fig. 13 *mes*). An Hauptknotenpunkten desselben findet man mehrere Zellen angehäuft liegen. In jungen Stadien zieht dieses Gewebe, welches histologisch mit dem Mesenchymgewebe vollständig übereinstimmt, bis an das Körperepithel heran. Was den Ursprung dieses Mesenchym

gewebes anbelangt, so ergiebt sich aus meinen Schnitten, dass es aus dem mesodermalen Gewebe hervorgegangen ist. In älteren Stadien sieht man nun, wie die am weitesten centrifugal gelegenen Mesenchymzellen sich allmählich verschmälern und ihre Ausläufer verlieren, so dass sie zuletzt feine, schmale, spindelförmige Zellen mit Kern bilden, welche sich in mehrfacher Schicht an einander legen und so jenen oben erwähnten Streifen bilden, der dicht unter dem Körperepithel gelegen ist und gleichsam die Verlängerung der Längsmuskulatur darstellt. Auf diese Weise haben sich aus Mesenchymzellen spindelförmige glatte Muskelzellen gebildet, welche sich schließlich an einander reihen und so die Muscularis bilden.

Was nun das Verhalten des Darmes anbelangt, so sieht man, wie von dem vorderen Ende, welches sich auch geschlossen hatte, schmale Divertikel nach vorn wachsen und sich mehr oder weniger gegen die Kuppe der Knospe hin erstrecken. Schließlich reicht der Darm bis an das Epithel, welches noch vollständig unverändert die Knospe überzieht; von einer Einsenkung oder Einstülpung desselben ist nichts zu bemerken. Hat nun der Darm das äußere Epithel erreicht, so durchbricht er dasselbe und stellt so eine Kommunikation mit der Außenwelt her, d. h. mit anderen Worten: Es hat sich ein neuer Mund gebildet. In Fig. 13 sieht man die neugebildete Knospe mit dem dünnen Epithelüberzuge. Das Mesenchymgewebe ist gut ausgebildet; an der ventralen Seite ist dasselbe von weitmaschiger Beschaffenheit, während an der dorsalen Seite die Maschen mehr fehlen und die dicht an einander gelagerten Zellen einen dicken Wulst bilden, welcher einen kompakten Eindruck macht und die sich bildende Schlundkopfmuskulatur andeutet, indem schon zahlreiche Zellen von spindelförmiger Gestalt auftreten. Ein Darmdivertikel zieht nun bis an das Körperepithel und verlöthet mit demselben (Fig. 13 *md*); an dem Epithel ist von einer Einsenkung nichts zu sehen, es zieht ganz gleichmäßig über die Knospe hin. Die Figur 12 *md*, die zu derselben Schnittserie gehört und vierzehn Schnitte à 10 μ Dicke hinter der vorigen abgebildeten gelegen ist, zeigt ein Divertikel, das soeben zum Durchbruch gekommen ist, indem der Mitteldarm knospenförmig durch das Körperepithel hindurchgewachsen ist, sich umgeschlagen hat und dann mit dem äußeren Epithel verlöthet ist (Fig. 12 *m*). Späterhin erfolgt dann ein Einziehen der vorgestülpten Darmtheile und es stellt sich die Mundöffnung wie die normale dar, indem das Ektoderm in das Entoderm glatt übergeht.

Diese Schnitte zeigen uns also ganz deutlich, dass die Neubildung des Mundes allein vom Mitteldarm ausgeht und dass sich das Körperepithel hierbei nur passiv verhält. Die Bildung des Vorderdarmes erfolgt also nicht, wie u. A. BÜLOW und SEMPER annehmen, analog der embryonalen Entwicklung, sondern der Vorderdarm wird einzig und allein vom Mitteldarm gebildet; während unter normalen Verhältnissen das Stomodaeum durch eine Einstülpung des Ektoderms entsteht, welche alsdann in der Tiefe mit dem Entoderm verschmilzt und eine Kommunikation mit demselben herstellt.

Von Bedeutung ist hierbei noch das Verhalten der Schlundkopfmuskulatur; dieselbe wird nämlich, wie meine Untersuchungen ergeben, schon angelegt und entwickelt, während noch keine Kommunikation des Darmes mit der Außenwelt besteht, sondern wenn das Vorderende des Darmes noch ziemlich weit von dem Vorderende des Thieres entfernt ist. Man bemerkt nämlich an der dorsalen Wand des Darmes eine große Zellanhäufung, die aus Chloragogenzellen besteht, welche nach vorn und oben an die Mesenchymschicht grenzen. An der dorsalen Wand dieses Zellenhaufens treten nun die Mesenchymzellen in bedeutend dichterer Lage auf; sie liegen so dicht bei einander, dass die sonst zwischen ihnen vorhandenen Maschenräume vollständig verschwinden. Eine Folge dieses dichten Zusammenliegens ist die, dass sich die Protoplasmaleiber der Zellen gegenseitig abplatten, so dass an Stelle der breiten, platten die schon oben erwähnte Spindelform entsteht: mit anderen Worten, sie gehen in Muskelzellen über. Die so gebildete Muskelschicht, die an einzelnen Stellen schon eine ziemliche Dicke besitzt, ist durch ein hindurchtretendes Blutgefäß — einen Seitenast des dorsalen Blutgefäßes — in zwei ungleiche Hälften getheilt, so zwar, dass die Hauptschicht ventral von dem Blutgefäße und die dünnere Schicht dorsal von demselben liegt. Es ist also schon eine Anlage und bis zu einem gewissen Grade eine Ausbildung der Schlundkopfmuskulatur erfolgt, ehe der Vorderdarm als solcher gebildet wurde, d. h. ehe derselbe in Thätigkeit treten konnte. Erst nachdem diese Bildung erfolgt ist, kommt es zur Bildung des Mundes durch Verlöthung des Darm- und Körperepithels und Durchbrechen einer Öffnung. Der neu gebildete Theil ist sogleich vollkommen leistungsfähig. Das dorsale Blutgefäß im vorderen Körpertheile ist im Allgemeinen leer, nur an einzelnen Stellen findet man eine Anhäufung von kleinen rundlichen Zellen mit schwach granulirtem Protoplasmaleib ohne Kern (farblose

Blutkörperchen), die in einer ungefärbten oder nur schwach gelblich gefärbten Masse eingebettet liegen. In der neugebildeten Knospe sind zahlreiche größere und kleinere Blutsinus (Fig. 12 *bl.s.*) von ganz unregelmäßiger Form, die mit einer auf Schnitten gleichmäßig hyalin erscheinenden Masse gefüllt sind. Diese hängen wohl offenbar mit dem dorsalen Blutgefäße zusammen und dienen dazu, diesen in lebhafter Zellproduktion befindlichen Theilen die in erhöhtem Maße nothwendige Blutmenge zur Verfügung stellen zu können.

Über das Verhalten des Nervensystems in dem neugebildeten Kopf habe ich nur wenige Beobachtungen anstellen können; besondere Untersuchungen hierüber, gestützt auf specifische Färbungsmethoden, sind von mir nicht vorgenommen worden, sondern meine Beobachtungen stützen sich lediglich auf mit Boraxkarmin respektive Hämatoxylin gefärbte Schnitte und können daher keinen Anspruch auf Vollständigkeit erheben. In den meisten Fällen, zumal in allen jüngeren Stadien, sieht man, wie der Bauchstrang an der Operationsstelle knopfförmig abgerundet endet. Sein Durchmesser ist bis nach vorn zu ziemlich derselbe geblieben. Die an der ventralen Seite immer zahlreich vorhandenen Ganglienzellen liegen auch vorn in dem abgerundeten Ende; ein Unterschied zwischen diesen und denen in dem ursprünglichen Theile des Bauchstranges besteht nicht. In den weiter entwickelten Würmern, bei denen der Mund soeben angelegt worden war, erstreckt sich der Bauchstrang mit in das neu gebildete Mesenchymgewebe hinein, wobei er sich nach vorn zu nur etwas verjüngt. Auch in diesem neu gebildeten Theile, der ebenfalls knopfförmig endigt, findet man Ganglienzellen in derselben Häufigkeit wie im normalen Theile. Interessant ist das Verhalten des Bauchstranges in noch älteren Stadien, wo der Mund schon vollständig ausgebildet und funktionsfähig ist. Hierüber gab mir ein Präparat, bei dem der neue Kopf einen spitzen Kegel bildet, Aufschluss. Auf den durch dieses Vordertheil gelegten Sagittalschnitten kann man den Bauchstrang in den neu gebildeten Theil hinein verfolgen; er zieht sogar schon bis an die vollkommen ausgebildete Muscularis am Vorderende; er verjüngt sich natürlich etwas nach vorn und besitzt zahlreiche Ganglienzellen. Von der Anlage eines Ganglions oder von Nervenkommissuren ist noch nichts zu bemerken, trotzdem dieser Wurm 49 Tage alt geworden war. Hierdurch ist also der Beweis erbracht worden, dass die Regeneration der nervösen Organe zwar auch vor sich geht, jedoch sehr lange Zeit beansprucht. Dieses stimmt mit den Angaben von FIELDE (26)

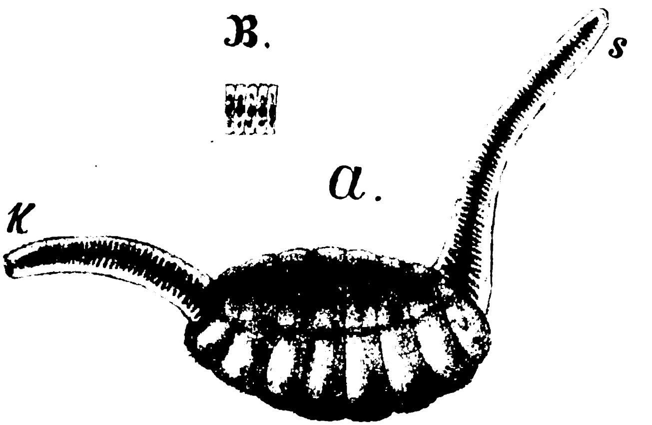
übereín, welche erst nach einem Zeitraum von 58 Tagen ein neues Unter- und Oberschlundganglion nebst den dazu gehörigen Kommissuren vorfand.

Die Neubildung des Vorderdarmes erfordert vier Wochen und mehr.

Die Resultate HESCHELER's (36) kann ich mit den Ergebnissen meiner Untersuchungen nicht vollständig in Einklang bringen. Ich habe gefunden, dass es in der weitaus größten Mehrzahl der Fälle bei der Regeneration des Kopfes nicht zu einer Regeneration von vier Segmenten zu kommen braucht, sondern es bildet sich nach Verschluss der Wunde aus deren dorsaler Wand die Oberlippe; es findet dann die Bildung des Vorderdarmes seitens des Mitteldarmes statt und der so neugebildete Mund tritt in Funktion, wie Nahrungsballen beweisen, welche sich in den dicht hinter dem Kopfe befindlichen Darmabschnitten befinden. Es ist in diesen Fällen, die Beobachtungsdauer erstreckte sich bis auf acht Wochen, keine Neubildung von Segmenten erfolgt, und man kann doch mit vollem Recht von stattgefundener Regeneration reden, wenn schon ein seinen Zweck erfüllender Mund gebildet ist, auch wenn die verloren gegangenen Segmente nicht ersetzt werden. Ich habe bei meinen zahlreichen Versuchen nur einen einzigen Fall beobachtet, bei dem es zur Regeneration einer größeren Zahl von Segmenten bei der Neubildung des Vorderdarmes gekommen ist. Es handelt sich um ein Hinterende von Allolobophora terrestris, welches etwa das letzte Viertel des ganzen Thieres ausmachte; bei diesem bildete sich der Kopf in Gestalt eines Kegels, welcher gleichsam auf die Wundfläche aufgesetzt worden war; der Mund befand sich auf der Spitze des Kegels. Als der Wurm 49 Tage nach der Operation getödtet wurde, hatten sich am Vorderende 17 neue Segmente gebildet. Auf den Schnitten sah man, dass der Mund sich vollständig ausgebildet an der Spitze des Kegels befand, und dass sich der Bauchstrang bis in die Spitze des Kegels fortgesetzt hatte; von der Anlage eines Gehirns war noch nichts zu sehen.

In einem anderen Falle erhielt Herr JOEST, welcher Transplantationsversuche an Regenwürmern anstellt, ein interessantes Exemplar. Er zerschnitt am 9. December v. J. einen Wurm in 31 Theilstücke; am 9. Januar bemerkte er an einem nur aus acht Segmenten bestehenden, dem vorderen Körperdrittel entstammenden Theile, welchem Kopf und After fehlte, dass an dem einen Ende sich eine kleine, ca. 2 mm lange Spitze aus hellem, durch-

sichtigen Gewebe gebildet hatte. Fünf Tage später, am 14. Januar, sprosste am anderen Ende gleichfalls eine kleine Spitze hervor, und zwar war dieses der neue Kopf, wie sich später herausstellte, während die andere das neue Hinterende war. Am 27. Januar hatte die Schwanzspitze eine Länge von 4 mm, und die Kopfspitze eine solche von $2^1/_2$ mm erreicht. Die Schwanzspitze zählte mehr als 50 Segmente; die Zahl der Segmente der Kopfspitze ist nicht genau festzustellen, jedoch ist die Zahl nicht viel geringer wie bei der Schwanzspitze. Die nebenstehende, von Herrn Joest entworfene Figur (Oc. 1, Obj. A. Zeiss, der Buchstabe *k* bezeichnet das Vorderende, *s* das Hinterende) stellt diesen Wurm dar. Die



beiden Enden erschienen außerordentlich zart und durchsichtig gegenüber dem dunklen, undurchsichtigen Mittelstück, was auf der Zeichnung nicht so gut wiederzugeben war. Dieser am Vorder- und Hinterende so eigenthümlich regenerirte Wurm bot dadurch ein höchst sonderbares Aussehen. In beiden Enden ist der Darm, markirt durch seine Chloragogenzellen, deutlich sichtbar; seine Segmentirung ist sehr klar. Ein kleines Stück des Hinterendes wurde in Fig. *B* bei etwas stärkerer Vergrößerung wiedergegeben, um die Segmentirung besser zu zeigen. Sie ist am Vorderende in derselben Weise vorhanden. Das Rückengefäß ist an beiden Spitzen als breiter, rother, pulsirender Strang sichtbar; es hat anscheinend dasselbe Lumen wie das Gefäß des Hauptstückes. Die Pulswelle ist deutlich wahrzunehmen. Am 2. Februar starb der Wurm ab, wahrscheinlich desshalb, weil sein Vorder- und Hinterende ganz außerordentlich

zart war, und er beim Anfertigen der Zeichnung unter recht ungünstige Verhältnisse gebracht werden musste.

Auch MORGAN (67) führt einen Fall an, in welchem nach dem Verlust einer größeren Zahl vorderer Segmente mehr als 15 Segmente regenerirt wurden. Die angeführten Fälle stellen nur ganz seltene Ausnahmen dar. Im Ganzen muss ich meine Behauptung aufrecht erhalten, dass die Regeneration des Vorderdarmes in der Regel ohne Neubildung von Segmenten erfolgt. In wie weit eine solche später noch stattfindet, lasse ich hier unerörtert.

Die Gründe, welche HESCHELER dazu bestimmt haben mögen, die Regeneration nach Neubildung von vier Segmenten als abgeschlossen zu erachten, sind schwer zu verstehen. Es können zur Entscheidung dieser Kontroverse zwei Gesichtspunkte in Frage kommen: 1) ist die Regeneration als abgeschlossen zu erachten, wenn die betr. Organe neugebildet sind oder 2) wenn die verloren gegangenen Segmente wieder ersetzt sind? Bezüglich Punkt 1 ist nun die Neubildung des Vorderdarmes, d. h. die einzige Organneubildung, die makroskopisch feststellbar ist, denn die Neubildung der Ganglien etc. lässt sich nur histologisch nachweisen, schon erfolgt, ohne dass es zur Neubildung von Segmenten gekommen ist, und bez. 2 fehlen noch verschiedene Segmente an der ursprünglichen Zahl.

Die beiden von mir angeführten Fälle zeigen entgegen der Meinung HESCHELER's, dass auch mehr als sieben Segmente regenerirt werden können, denn in dem einen Falle betrug die Zahl der neugebildeten Segmente 17, in dem anderen circa 50; ferner beweisen die beiden Fälle, dass die Ansicht HESCHELER's eine irrige ist, wenn er glaubt, dass bei Verlust größerer vorderer Partien (als 15 Segmente) nur noch ausnahmsweise Regenerationsknospen auftraten, die sich aber nicht weiter entwickelten; denn in den vorliegenden Fällen waren weit mehr als 15 Segmente entfernt worden und trotzdem regenerirten sie sich vollständig. Ich kann nach den von mir gesammelten Erfahrungen keinen nennenswerthen Unterschied darin finden, ob viel oder wenig Segmente entfernt worden sind, die Regeneration des Vorderdarmes ging gleich gut von statten. Die Regeneration des Enddarmes erfolgt in der weitaus größten Mehrzahl der Fälle ohne Neubildung von Segmenten und die Regeneration des Hinterendes ist man doch berechtigt dann als abgeschlossen zu betrachten, wenn sich ein funktionsfähiger After gebildet hat, wie dieses in den meisten Fällen schon nach drei bis

vier Tagen erfolgt war. Ich kann mir den geringen Erfolg, den HESCHELER bei seinen Regenerationsversuchen des Hinterendes gehabt hat, nur so erklären, dass er das von mir beschriebene Stadium als noch nicht regenerirt angesehen hat, während doch die Schnittserien den unumstößlichen Beweis erbringen, dass der After schon neu gebildet ist. Ob nun später noch eine Vermehrung der Segmente zum Auswachsen des Wurmes hinzukommt, scheint mir für die principielle Entscheidung der Frage nicht von Bedeutung; denn es kommt hierbei auf die Neubildung der wichtigen, lebenserhaltenden Organe an und nicht auf die Zahl der Segmente. Auch die Regeneration des Hinterendes war an eine bestimmte Anzahl von Segmenten nicht gebunden; ich habe die Neubildung des Afters selbst bei Kopfstücken gefunden, die nur aus 7 bis 8 Segmenten bestanden, wohingegen HESCHELER angiebt, dass Stücke, die aus den ersten 15 Segmenten bestanden, meistens innerhalb der ersten Woche abstarben, einige lebten wohl 36—40 Tage, ohne aber ein Zeichen von Regenerationserscheinungen zu äußern. Außerdem gelang es mir in einem Falle zu beobachten, dass ein nur aus vier Segmenten bestehendes Mittelstück Kopf und After neu bildete. Es sind nur vereinzelte Fälle, im Vergleich zu der großen übrigen Zahl, vorgekommen, in denen sich bei der Regeneration des Afters mehr Segmente gebildet hatten (siehe Textfigur). Jedoch geschah in diesen Fällen die Neubildung langsam und keineswegs plötzlich, wie HESCHELER angiebt.

Eine andere interessante und wichtige Thatsache möchte ich an dieser Stelle noch mittheilen. Im vorigen Sommer hatte ich vier Exemplare von Allol. terrestris in je zwei Theile zerschnitten und diese zusammen in ein mit Fließpapier gefülltes Glasgefäß gesetzt. Bei der nach Verlauf von zwei Tagen stattgehabten Kontrolle bemerkte ich, wie zwei Enden verschiedener Würmer mit den Wundflächen verklebt waren und zwar ein Vorder- und ein Hinterende. Diese beiden Theilstücke stammten von verschiedenen Thieren, denn das Kopfende hatte einen größeren Durchmesser und eine dunklere Farbe, während das Hinterende dünner und heller war. Die Verwachsung war in der Weise erfolgt, dass das Hinterende um 90° um seine Längsachse gedreht war, so dass also das Rückengefäß des Hinterendes sich nicht in der Fortsetzung desjenigen vom Vorderende befand, sondern an der rechten Längsseite. Der Bauchstrang lag dem entsprechend an der linken Längsseite des Hinterendes des neuen Individuums. An der linken Seite gingen die Körperwände

beider Theile direkt in einander über, es war keine Vertiefung oder Narbe zu sehen; auf der rechten Seite ragte natürlich die vernarbte Fläche des Vordertheils etwa in einem Fünftel seiner ganzen Breite über das Hinterende hinaus, welches ja einen kleineren Durchmesser besaß. Die Bewegungen, welche das aus zwei verschiedenen Hälften gebildete Individuum ausführte, waren fast vollständig normal; die Kontraktionen, die vom Vordertheil ausgingen, setzten sich auf das Hintertheil hin fort und umgekehrt. Das Thier starb leider nach vier Tagen ab. Ich setzte Hunderte von Theilstücken in ein Gefäß, jedoch ist der Versuch nie wieder geglückt; ich versuchte es daher, ob es nicht möglich sein sollte, Hälften zweier Würmer künstlich zu einem neuen Wurm zu vereinigen. Ich zerschnitt Würmer in zwei Theile und vereinigte zwei verschiedene Hälften, in normaler Lage oder auch um 180° gedreht, durch Seidennähte, die ich mit ganz feinen, stark gekrümmten Nadeln durch den Hautmuskelschlauch legte. Der Versuch glückte; es gelang mir, eine Vereinigung zu erzielen und die Thiere 4—5 Tage nach der Operation am Leben zu erhalten, wobei eine Verheilung der Wunde eintrat. Durch leicht einzuführende Verbesserungen der Methode und Behandlung der Würmer nach der Operation etc. müsste man zweifellos zu guten Resultaten gelangen. Da diese Versuche meiner eigentlichen Arbeit fern liegen, andererseits aber von großer Wichtigkeit sind, so erfolgt eine Fortsetzung derselben von anderer Seite im hiesigen Institute.

5. Zusammenfassung der Resultate.

Die Regeneration des Vorder- und Enddarmes bei Lumbriciden erfolgt lediglich durch Verlöthung des Mitteldarmepithels mit dem Körperepithel, ohne dass letzteres eine Einstülpung erkennen lässt.

Vorderdarm und Enddarm gehen somit aus dem Entoderm hervor. Die Regeneration geschieht in der Regel ohne Neubildung von Segmenten. Die Regenerationsfähigkeit ist nicht auf eine bestimmte Anzahl Segmente beschränkt.

Schlussbetrachtungen.

Die zweifelsohne interessanten Vorgänge bei der Regeneration haben von jeher die Aufmerksamkeit vieler Forscher auf sich gelenkt. Während man sich früher damit begnügte, die Regenerationsfähigkeit bei den verschiedenen Thieren zu erproben, bemühte man

sich späterhin, Einblicke in die inneren Vorgänge bei der Regeneration zu erhalten. Der Gedanke lag nahe, dass diese denen gleich sein müssten, welche sich bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung durch Theilung oder Knospung abspielten, denn auch hier kommt es ja zu einer Neubildung von Körpertheilen aus schon bestehendem Gewebe. Diesen Anschauungen tritt KENNEL (49) entgegen; er sagt: »Man kann das Zerfallen und Regeneriren (bei Seesternen, Polypen etc.) nicht identificiren mit der oben beschriebenen Vermehrung oder Fortpflanzung durch Theilung, wo vorher eine ganze Reihe von Neubildungen und Knospungserscheinungen sich geltend machen, die dazu führen, dass aus einem Individuum zwei werden, die sich trennen, nachdem jedes mehr oder weniger vollständig geworden ist. Solche Vorgänge kennen wir bei Rhabdocöliden (Microstoma, Macrostoma), Anneliden, Cölenteraten etc., von den Protozoen ganz abgesehen. Überall Vorbereitungen in ganz bestimmter Richtung, die zu bestimmten Resultaten führen. Die neu erzeugten Individuen sind sofort oder bald nach ihrer Ablösung im Besitze aller nöthigen Organe, und zu selbständigem Leben, wie zur Ernährung befähigt. Nicht so bei der pathologischen Quertheilung der Bipalien, anderer Planarien, Regenwürmer, Lumbriculus, der Abtrennung der Seesterne etc. Selbst wenn diese Vorgänge spontan eintreten würden, was ich nicht glaube, so wäre das Resultat der Vermehrung doch ein äußerst unsicheres, da wohl die größte Mehrzahl der mundlosen Theilstücke zu Grunde geht und nur ein kleiner Procentsatz auf Kosten aufgespeicherter Nahrungs-Reserve unter gewissen Bedingungen der Regeneratinn zu ganzen Thieren fähig ist. Die Häufigkeit solcher regenerirter Individuen zeigt nur die zahlreichen Störungen, denen manche Thiere ausgesetzt sind, die große Regenerationfähigkeit der letzteren, die sie befähigt, den Kampf ums Dasein dennoch erfolgreich durchzukämpfen. Keineswegs aber darf man beide Vorgänge in dasselbe Kapitel einreihen.« Wenngleich soeine Differenz zwischen Theilungs- und Regenerationsvorgängen besteht, so erklärte man sich doch die Art und Weise, wie diese Neubildungen vor sich gehen, als genau übereinstimmend mit der Keimblätterlehre, wonach also das spätere Ektoderm nur aus dem Ektoderm und das Entoderm nur aus dem Entoderm hervorgehen könnte. So sagt SEMPER (83) »dass kein Glied des thierischen Körpers auf zweierlei typisch verschiedene Weise innerhalb homologer Gruppen entstehen könnte«.

Allein bald erschienen Beobachtungen, wonach die Regenera-

tionserscheinungen sich nicht in dies starre Schema der Keimblättertheorie einreihen ließen. R. HERTWIG (35) sagt in seinem Lehrbuch: »so sollen bei den Ascidien Organe, welche bei der Embryonalentwicklung aus dem Ektoblast entstehen, bei der Knospung aus dem Entoblast gebildet werden«.

Vor drei Jahren erschien die kurze Mittheilung von F. v. WAGNER (90), worin die Knospenbildung der Hydroidpolypen nach den Befunden ALB. LANG's so gedeutet wird, dass sie keine Wiederholung der Embryonalentwicklung sei. Weiterhin solle auch die Bildung des Pharynx bei den rabdocölen Turbellarien in abweichender Weise bei der Regeneration und Embryonalentwicklung erfolgen und ferner solle auch bei Lumbriculus die regenerative Entstehung des Vorder- und Enddarmes der embryonalen Entwicklung nicht entsprechen, indem sie hier vom Ektoderm dort vom Entoderm ausgehe. Um diese von vorn herein nicht sehr wahrscheinliche Thatsache einer Nachprüfung zu unterziehen, habe ich, wie erwähnt, meine Untersuchungen vorgenommen und mich dabei nicht auf eine Form beschränkt, sondern mehrere Vertreter verwandter Formen untersucht, dabei von der Voraussetzung ausgehend, dass die oben angeführte Thatsache, wenn sie auf Wahrheit beruhe, bei allen Thieren nahe verwandter Formen gefunden werden müsse. Ich untersuchte daher einen Polychäten: Ophryotrocha puerilis, drei terricole Oligochäten: Allolobophora terrestris und A. foetida sowie Lumbricus rubellus, und einen limicolen Oligochäten: Naïs proboscidea. Meine gewonnenen Resultate sind folgende:

1) Alle drei Formen zeigen ein großes Regenerationsvermögen.

2) Das Vorderende wird nur von den genannten Oligochäten regenerirt; bei Ophryotrocha ist keine Regeneration des Kopfes eingetreten. Die Regeneration des Vorderendes findet fast immer statt und ist nicht auf die Entfernung einiger weniger Segmente beschränkt, sondern es lässt sich keine Grenze ziehen, indem auch Hinterenden oder Theilstücke, die nur aus wenigen Segmenten (4) bestehen, das Vorderende regeneriren können. Die Bildung einer bestimmten Anzahl von Segmenten am Vorderende der Lumbriciden ist nicht nothwendig; in den meisten Fällen kommt es nicht zur Bildung neuer Segmente, sondern der Mund entsteht an dem ersten alten Körpersegment. Die Bildung des Vorderdarmes geht übereinstimmend von dem Mitteldarm aus, ohne dass eine Einstülpung des Körperepithels stattfindet.

3) Die Regeneration der Hinterenden geht bei allen drei Formen

gleich gut und schnell vor sich; dieselbe ist an keine bestimmte Segmentzahl gebunden. Der Enddarm entsteht übereinstimmend bei den drei Arten aus dem Mitteldarm, ohne dass das Körperepithel dabei betheiligt ist. Bei den Lumbriciden bildet sich in der Mehrzahl der Fälle der After ohne Neubildung von Segmenten; in den wenigen Fällen, wo es zu einer Bildung von langen, dünnen Anhängseln mit vielen Segmenten kommt, geschieht dies nicht plötzlich, sondern langsam.

4) Mehrfache Regeneration wurde bei allen untersuchten Formen beobachtet.

5) Die Geschwindigkeit der Regeneration ist abhängig von der Jahreszeit und dem Alter der Thiere, indem sich die Regenerationsprocesse im Sommer und bei jungen Thieren schneller abwickeln.

Die von Fr. v. Wagner angegebene und auch durch meine Untersuchungen bewiesene Neubildung des Vorder- und Enddarmes vom Mitteldarm aus steht in direktem Gegensatz zu der embryonalen Entwicklung, wonach diese Theile ektodermaler Natur sind, und beweist, dass die allgemeine Annahme, in der Ontogenie und Regeneration verliefen die Bildungsvorgänge in homologer Weise, nicht für alle Fälle zutreffend ist. Weitere Stützen findet diese Ansicht durch die Vorgänge bei Bryozoen und Tunicaten und die Regeneration der Urodelenlinse. Korschelt und Heider (53) erwähnen in ihrem Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte: »Nach den über die Knospung der Bryozoen und Tunicaten vorliegenden Untersuchungen scheint es, als ob die Bildung der Organe bei derselben vielfach abweichend von der Embryonalentwicklung sich vollzöge, d. h. die betreffenden Organe (z. B. Mitteldarm, Nervensystem) scheinen bei der Bildung der Knospe nicht demselben Keimblatt zu entstammen, aus welchem sie im Embryo hervorgehen.«

Über die Regeneration der Urodelenlinse nach der Exstirpation sind von Wolff (99) höchst interessante Mittheilungen gemacht worden, welche durch die Untersuchung von E. Müller (70) Bestätigung fanden. Müller fasst seine Befunde folgendermaßen zusammen: »Aus der hier mitgetheilten Untersuchung geht hervor, dass sich bei Triton nach der Exstirpation der Augenlinse eine neue Linse von ganz demselben Aussehen, wie die alte, in kurzer Zeit entwickelt. Das innere Blatt der Iris verliert sein Pigment, die Zellen werden cylindrisch und protoplasmatisch. Auch die dem Rande am nächsten belegenen Zellen erleiden diese Veränderung, und so zeigt die Iris ziemlich bald nach der Operation einen pupillaren, verdickten, aus

zwei in einander übergehenden Epithellamellen bestehenden Randtheil. Durch das fortschreitende Wachsthum dieses Randtheiles wird in dem oberen Rande der Iris eine kleine Falte gebildet, welche gegen die Mitte der Pupille hin wächst. Diese Falte nimmt bald die Form einer Blase an, welche durch einen Stiel mit dem Mutterboden, dem Irisepithel, zusammenhängt. In ganz derselben Weise, wie sich die gewöhnliche Linsenblase nach ihrer Abschnürung aus dem Hornblatte zur Linse umbildet, entwickelt sich jetzt die in der obengenannten Weise aus der Iris entstandene Blase zu einer Linse von gewöhnlichem Aussehen.«

Diese Thatsachen beweisen, dass die Neubildung von Organen oder Körpertheilen nicht von denselben Theilen und auf dieselbe Weise zu erfolgen braucht wie bei der Embryonalentwicklung. Derartige Thatsachen, welche zeigen, dass bestimmte Organe bei der Regeneration sogar von anderen Keimblättern als bei der Embryonalentwicklung geliefert werden, sind auch sonst noch bekannt. Ich denke hierbei zunächst an die Angaben von Ott (72) und F. von Wagner (92) über die Theilung der rhabdocölen Turbellarien. Beide kommen zu dem Schluss, dass bei der Theilung der geschlechtslosen Thiere von Stenostoma wie bei allen Rhabdocölen sich der Pharynx aus dem Mesoblast bildet und nicht aus dem Ektoderm. Aus diesen Angaben ergiebt sich somit, dass die Keimblättertheorie ohne Weiteres auf regenerative Processe nicht anwendbar ist. Ob die Keimblättertheorie in ihrer bisherigen Fassung auch in der Embryonalentwicklung bestehen bleiben kann, müssen weitere Untersuchungen lehren. Fast scheint es, als ob sie durch die Ergebnisse der Embryonalentwicklung an Dermapteren und Orthopteren von Heymons (37), sowie durch die Vorgänge bei der Entwicklung des Polypoids der Ectoprocten und durch die schon früher erwähnten Entwicklungsvorgänge bei der Knospung der Tunicaten erschüttert sei. Bei der Bildung des Polypoids der Ectoprocten und bei der Entwicklung der Dermapteren und Orthopteren ist der gesammte Darmkanal, also auch der Mitteldarm, ektodermaler Natur; es fehlt somit diesen Thieren das Entoderm vollständig, während man bislang doch immer daran festhielt, dass jeder Embryo mindestens aus zwei Keimblättern, dem Ektoderm und dem Entoderm, bestehen musste. Diesen Ergebnissen, welche verschiedene Abtheilungen des Thierreichs betreffen, würden sich meine eigenen Resultate über die Regeneration von Vorder- und Enddarm der Anneliden vollständig anschließen.

Die früher angenommene Gesetzmäßigkeit, welche eine vollständige Übereinstimmung der regenerativen mit den embryonalen Bildungsvorgängen voraussetzte, ist offenbar nicht vorhanden. Es scheint, als ob die Neubildung des Vorder- und Enddarmes bei der Regeneration einfacher vom Mitteldarm selbst besorgt und desshalb dieser Weg gewählt wurde. Ohne die embryonale Bildungsweise zu wiederholen, entstehen die Organe bei der Regeneration auf möglichst zweckentsprechende Weise, um den entstandenen Defekt in kürzester Zeit zu ersetzen. Nach den bisher vorliegenden, wenn auch erst vereinzelten Angaben möchte man annehmen, dass diesen (von der Embryonalentwicklung abweichenden) Regenerationsvorgängen eine größere Verbreitung zukäme, und es wäre gewiss von Interesse, nach weiteren Fällen zu suchen.

Marburg, im Juli 1896.

Litteraturverzeichnis.

Das nachstehende Verzeichnis giebt eine möglichst vollständige Zusammenstellung der auf den behandelten Gegenstand bezüglichen Litteratur. Ich theile dieselbe mit, weil sie dem über die Regeneration von Anneliden Arbeitenden erwünscht sein dürfte und verweise außerdem auf das neuerdings gegebene ausführliche Litteraturverzeichnis HESCHELER's (Nr. 36).

1. J. ALBERT, Über die Fortpflanzung von Haplosyllis spongiçola. Mitth. der Zool. Station Neapel. Bd. VII. p. 1—26.
2. E. A. ANDREWS, Bifurcated Annelids. American. Natural. Vol. XXVI. p. 725—733.
3. —— Some abnormal Annelids. Quart. Journ. of Microsc. Sc. Vol. XXXVI. p. 435—460.
4. BARFURTH, Regeneration. Ergebn. der Anatomie u. Entwicklungsgesch. Bd. I—III.
5. BAUDELOT, De la régénération de l'extrémité céphalique chez Lombric terrestre. Bull. d. l. Soc. des sc. nat. Strassbourg. 2. Année. 1869. p. 54—57.

6a. F. E. BEDDARD, Abstract of some investigations into the structure of the Oligochaet. Ann. and Mag. of Nat. Hist. (6.) Vol. VII. p. 88—96.

6b. —— A monograph of the order of Oligochaeta. Oxford 1895.

7. F. J. BELL, Notice of two Lumbrici with bifid Hinder Ends. Ann. and Mag. of Nat. Hist. (5.) Vol. XVI. p. 475—477.
8. BERGH, Vorlesungen über allgemeine Embryologie. Wiesbaden 1895.
9. L. BÖHMIG, Microstoma papillosa. Zool. Anz. Nr. 127. 479—183.

10. CH. BONNET, Traité d'insectologie. II p. Paris 1745.
11. J. BONNIER, Notes sur les Annélides du Boulonnais: L'Ophryotrocha puerilis. Bull. Sc. Franc. Belg. Tome XXV. p. 198—226.
12. A. G. BOURNE, Notes on the naidiform Oligochaeta and remarks upon cephalisation and gemmation. Quartern. Journ. Micr. Sc. (2.) Vol. XXXII. p. 49—88.
13. F. BRAEM, Zur Entwicklungsgeschichte von Ophryotrocha. Zeitschr. f. w. Zool. Bd. LVII. p. 187—223.
14. R. BROOM, Abnormal Earthworms. Trans. Nat. Hist. Soc. Glasgow 1889. p. 203—206.
15. C. BÜLOW, Die Keimschichten des wachsenden Schwanzendes von Lumbricus variegatus. Zeitschr. f. w. Zool. Bd. XXXIX. p. 89—92.
16. —— Über anscheinend freiwillige und künstliche Theilung mit wechselnder Regeneration bei Cölenteraten, Echinodermen und Vermes. Biol. Centralbl. Bd. III. p. 14—20.
17. —— Über Theilungs- und Regenerationsvorgänge bei Lumbricus variegatus. Arch. f. Naturgesch. 49. Jahrg. p. 1—96.
18. A. COLLIN, Seltener Fall von Doppelbildung beim Regenwurm. Nat. Wochenschr. Bd. VI. p. 113—115.
19. C. CORI, Über Anomalie der Segmentirung bei Anneliden. Zeitschr. f. w. Zool. Bd. LIV. p. 569—578.
20. DALYELL, Observations on some interesting phenomena exhibited by several species of Planaria. 1874. in: Zool. Jahrb. Anat. Abth. III.
21. CH. DARWIN, Die Bildung der Ackererde durch die Thätigkeit der Würmer. 1882.
22. A. DUGÈS, Recherches sur la circulation la respiration et la reproduction des Annélides abranches. Annal. d. sc. nat. T. XV. 1828. (Citirt nach BÜLOW [17].)
23. E. EHLERS, Borstenwürmer. 1864—1868.
24. —— Fortpflanzung und Knospung bei einer Annelide. Amtl. Ber. 40. Vers. Deutsch. Naturforscher 1865 (1866). p. 211—212.
25. —— Die Neubildung des Kopfes und der vorderen Körpertheile bei polychäten Anneliden. Erlangen 1870.
26. ADELE FIELDE, Observations on Tenacity of Life and Regeneration of excised parts in Lumbricus terrestris. Proc. Acad. N. Sc. Philadelphia 1885. p. 20—22.
27. FRAISSE, Die Regeneration von Geweben und Organen bei Wirbelthieren. Kassel und Berlin 1885.
28. FREDENIG, Über Autotomie der Thiere. Arch. Phys. PFLÜGER. Bd. L. p. 191 bis 214.
29. J. FRENZEL, dessgl. p. 600—602.
30. FRIEDLÄNDER, Über das Kriechen der Regenwürmer. Biol. Centralbl. Bd. VIII. p. 363—366.
31. L. v. GRAFF, Monographie der Turbellarien. I. Leipzig 1875.
32. GRUBE, Über Lumbricus variegatus MÜLLER's und ihm verwandte Arten. Arch. für Naturgesch. 1844. p. 206.
33. HALLEZ, Embryogenie des Dendrocoeles d'eau douce. Mem. Soc. Sc. Lille. (4.) T. XVI.
34. HATSCHEK, Beiträge zur Annelidenentwicklung. Zool. Inst. Wien. I. 1878.
35. R. HERTWIG, Lehrbuch der Zoologie. p. 124.

36. HESCHELER, Über Regenerationsvorgänge bei Lumbriciden. Diss. Jena 1896.
37. HEYMONS, Embryonalentwicklung der Dermapteren und Orthopteren. Jena 1895.
38. R. HORST, Allolobophora longa mit zwei Schwanzenden. Tijd. Nederl. Dierk. Ver. 2. 3. Deel. p. 15.
39. —— Zur Regenerationslitteratur. Zool. Anz. 9. Jahrg. p. 50.
40. —— On a specimen of Lumbricus terrestris with bifurcated tail. Notes. Leyden Mus. Vol. VIII. p. 42.
41. —— Over het herstellingsvermögen van Lumbricus. Tijd. Ned. Dierk. Ver. (2.) 1 Deel. Versl. p. 32.
42. —— Het herstellingsvermögen der Dieren. Tijd. Nederl. Dierk. Ver. 6. Deel. p. 35—55.
43. HUBRECHT, The Relation of the Nemertea to the Vertebrata. Quart. Journ. Micr. Sc. (2.) Vol. XXVII. p. 605.
44. ISAO IJIMA, Untersuchungen über den Bau und die Entwicklungsgeschichte der Süßwasserdendrocölen. Zeitschr. f. w. Zool. Bd. XL. p. 449.
45. JOYEUX-LAFFUIE, Étude monographique des Chétoptères. Arch. Zool. exp. (2.) Tome VIII. p. 245—260.
46. KALLSTENIUS, Eine neue Art der Oligochätengattung Amphichaeta Tauber. Verh. Biol. Ver. Stockholm. Bd. IV. p. 42—55.
47. KELLER, Die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Süßwasserturbellarien. Zeitschr. f. Medicin u. Naturwissensch. Jena. Bd. XXVIII. 4. Heft. p. 370.
48. J. v. KENNEL, Über Theilung und Knospung der Thiere. Festrede. Dorpat 1888.
49. —— Untersuchungen an neuen Turbellarien. Zool. Jahrb. Morph. Abth. Bd. III. p. 447—486.
50. —— Über Ctenodrilus pardalis. Arbeiten a. d. Zool. Inst. Würzburg. V. p. 414.
51. KLEINENBERG, Sul origine del sistemo nervoso centrale degli Annelidi. Mem. Reale Accad. dei Lincei. (5.) Vol. X. 1880—1881. (Citirt nach BÜLOW [15].)
52. KORSCHELT, Ophryotrocha puerilis. Zeitschr. f. w. Zool. Bd. LVII. p. 224—289.
53. —— und HEIDER, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte.
54. A. KOWALEVSKY, Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. Petersburg 1871.
55. A. LANG, Die Polycladen des Golfes von Neapel. Monographie.
56. —— Über die Knospung bei Hydra und einigen Hydropolypen. Zeitschr. f. w. Zool. Bd. LIV. p. 366.
57. —— Über den Einfluss der festsitzenden Lebensweise auf die Thiere. Jena 1888.
58. LEHNERT, Beobachtungen an Landplanarien. Arch. f. Naturgesch. 57. Jahrg. p. 306—350.
59. V. LEMOINE, De la section spontanée et artificielle de l'Enchytraeus albidus. C. R. 13. Sess. Ass. Franc. Sc. p. 323.
60. JUL. LEO, De structura Lumbrici terrestris. Diss. Königsberg 1820.
61. LOEB, Bemerkungen über Regeneration. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. II. 2. Heft.
62. A. MALAQUIN, Recherches sur les Syllidiens. Anatomie, Morphologie, Reproduction. Mem. Sc. Arts. Lille. p. 477.

63. A. Malaquin, Sur la réproduction des Autolyteae. Revue Biol. Lille. 3 année. p. 172—183.
64. C. Mayer, Reproduktionsvermögen und Anatomie der Naiden. Verh. des nat. Vereins preuß. Rheinlande. 16. Jahrg. p. 43—51.
65. —— Reproduktionsvermögen der Naiden. Froriep's Notizen. 1859. II. p. 216.
66. T. H. Morgan, Spiral modification of metamerism. Journ. of Morph. Vol. VII. 1892. p. 245.
67. —— A study of metamerism. Journ. of microsc. Sc. Vol. XXXVII. 1895. p. 395.
68. Carl F. A. Morren, De historia naturali Lumbrici terrestris. Annales Academiae Gandavensis 1829.
69. O. F. Müller, Von Würmern des süßen und salzigen Wassers. Kopenhagen 1771.
70. Müller, Über die Regeneration der Augenlinse nach Exstirpation derselben. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLVII. 1. Heft.
71. G. Newport, On the reproduction of lost parts in Earthworms. Proc. Linn. Soc. II. 1855. p. 256.
72. Harvey Ott, A study of Stenostoma leucops. Journ. of Morph. Boston. Vol. VII. p. 264—304.
73. Sophie Pereyaslawzewa, Monographie des Turbellariés de la mer noire. Nachr. Neuruss. Naturf. Ges. Odessa. Bd. XVII. 1892. p. 303.
74. Edm. Perrier, Sur la réproduction scissipare des Naïdiens. Compt. Rend. T. LXX. 1870. p. 1304—1306.
75. A. de Quatrefages, Histoire naturelle des Annélés marins et d'eau douce. Paris 1865. T. I.
76. H. Randolph, The regeneration of the Tail in Lumbriculus. Journ. of Morph. Vol. VII. 1892. p. 317—344.
77. Repiachoff, Zur Entwicklungsgeschichte von Polydorus flavocapitanus. Zool. Anz. 4. Jahrg. 1881. p. 518—520.
78. Rosa, Revisione dei Lumbricidi. Mem. Acad. Torino. Bd. XVIII. p. 399—476.
79. L. Roule, Sur la formation des feuillets blastodermiques chez un Annélide polychète. Compt. Rend. T. CV. p. 236—237.
80. —— Sur la formation des feuillets blastodermiques chez un Oligochète. Compt. Rend. T. CVI. p. 1811—1873.
81. San Giovanni, Über die Reproduktion des Regenwurms. Froriep's Notizen. VII. 1824. p. 230—231.
82. W. Salensky, Études sur le développement des Annélides. Arch. Biol. XVI. p. 1—64.
83. Saint-Joseph, Sur la croissance asymétrique chez les Annélides polychaetes. Compt. Rend. T. CXV. p. 887—890.
84. Semper, Arbeiten aus dem Würzburger Institut. II, III, IV.
85. F. Schmidt, Doppelmissbildung bei Lumbriciden. Sitzungsber. Nat. Ges. Dorpat. Bd. VIII. p. 146—147.
86. Max Schultze, Über Fortpflanzung und Theilung bei Naïs proboscidea. Wiegmann's Archiv f. Naturgesch. 1849. Bd. I. 15. Jahrg. p. 293—304.
87. —— Noch ein Wort über ungeschlechtliche Vermehrung von Naïs proboscidea. Archiv f. Naturgesch. 18. Jahrg. 1852.

88. VEJDOVSKÝ, Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen. 3. u. 4. Heft. Prag 1888—1892.
89. —— System und Morphologie der Oligochäten. Prag 1884.
90. C. VOGT, Vorlesungen über schädliche und nützliche Thiere. Leipzig 1864. p. 91.
91. FR. V. WAGNER, Bemerkungen über das Verhältnis von Ontogenie und Regeneration. Biol. Centralbl. Bd. XIII. p. 287—296.
92. —— Zur Kenntnis der ungeschlechtlichen Fortpflanzung von Microstoma. Zool. Jahrb. Abth. f. Anat. u. Ontog. Bd. IV. p. 349—423.
93. WEISMANN, Das Keimplasma, eine Theorie der Vererbung. Jena 1892.
94. WILLIAMS, Report of the British Annelids. Rep. of the British Association for 1851. p. 247.
95. E. B. WILSON, The origin of the mesoblast bands in Annelids. Journ. Morphol. Boston. Vol. IV. p. 205—219.
96. —— The Germbands of Lumbricus. Journ. Morph. Vol. I. p. 183—192.
97. —— The Embryologie of the Earthworms. Journ. Morph. Boston. Vol. III. p. 387—462.
98. V. WISTINGHAUSEN, Untersuchungen über die Entwicklung von Nereis Dumerilii. Mitth. a. d. Zool. Stat. Neapel. Bd. X. p. 41.
99. WOLFF, Regeneration der Urodelenlinse. Archiv für Entwicklungsmech. Bd. I. 3. Heft.
100. ZACHARIAS, Über Fortpflanzung durch spontane Quertheilung bei Süßwasserplanarien. Zeitschr. f. w. Zool. Bd. XLIII. p. 271—276.
101. GRAF ZEPPELIN, Über Bau und Theilungsvorgänge bei Ctenodrilus monostylos. Zool. Anz. VI. p. 44.
102. ZIEGLER u. VOM RATH, Die amitotische Kerntheilung bei den Arthropoden. Biolog. Centralbl. Bd. XI. p. 744—757.

Erklärung der Abbildungen.

Erklärung der Abkürzungen:

a, After;
bg, Bauchganglienkette;
bl.s, Blutsinus;
chlg, Chloragogenzellen;
ep, Körperepithel;
m, Mund;
md, Mitteldarm;
mes, Mesenchymgewebe;
mu, Muskulatur;
n, Neoblasten;
o.sg, oberes Schlundganglion;
ph, Pharynx.

Alle Zeichnungen wurden mit dem Zeichenapparate entworfen.

Tafel XII.

Fig. 1. Sagittalschnitt durch das Hinterende von Ophryotrocha in einem Alter von 40 Stunden nach der Operation. Die Wunde ist vollständig verschlossen, das Körperepithel *ep* überzieht gleichmäßig das Hinterende. Der Mitteldarm *md* reicht mit seinem geschlossenen und verjüngten Ende bis dicht an das Epithel. Im Darm befindet sich Inhalt. Vergr. Oc. 2, Obj. C. ZEISS.

Fig. 2. Sagittalschnitt durch das Hinterende von Ophryotrocha, 90 Stun-

den nach der Operation. Das Körperepithel *ep* ist an dem Hinterende zu einem schmalen, feinen Saum ausgezogen, in dem noch einzelne Kerne liegen. Der Mitteldarm *md* grenzt unmittelbar an das Epithel. Vergr. Oc. 2, Obj. C. Zeiss.

Fig. 3. Sagittalschnitt durch das Hinterende von Ophryotrocha, 123 Stunden nach der Operation. Der After *a* ist schon vollständig neu gebildet und wie jeder normale beschaffen. Die Darmwandungen *md* ziehen jederseits etwas nach außen dem Epithel *ep* entgegen, welches in der Cirkumferenz des Afters *a* eine kleine Einziehung erkennen lässt. Vergr. Oc. 2, Obj. C. Zeiss.

Fig. 4. Sagittalschnitt durch das Hinterende von Ophryotrocha, 35 Stunden nach der Operation. Der Mitteldarm *md* hat das Köperepithel *ep* durchbrochen, und seine Wände haben sich jederseits um die Körperwände *ep* nach außen geschlagen. Das Lumen des Mitteldarmes ist in der Mitte unterbrochen indem hier ein Theil der unteren Darmwand durch den Schnitt mitgetroffen ist. Vergr. Oc. 2, Obj. C. Zeiss.

Fig. 5. Sagittalschnitt durch ein Hinterende von Naïs, 18 Stunden alt. Das Körperepithel *ep* überzieht gleichmäßig das Hinterende, seine Zellen sind etwas abgeplattet. Der Mitteldarm *md* zieht bis dicht an das Körperepithel, seine Zellen sind im hintersten Theile auch viel flacher. Die Bauchganglienkette *bg* tritt nicht ganz ans Ektoderm heran. Vergr. Oc. 2, Obj. D. Zeiss.

Fig. 6. Sagittalschnitt durch ein Hinterende von Naïs, 40 Stunden alt. Der Mitteldarm *md* hat knospenförmig das Körperepithel *ep* durchbrochen und so einen neuen After *a* gebildet. Oc. 2, Obj. D. Zeiss.

Fig. 7. Sagittalschnitt durch ein Hinterende von Naïs, 11 Tage nach der Operation (im Herbst regenerirt, daher die lange Zeitdauer). Der After *a* gleicht vollständig einem normalen. Körper und Darmepithel gehen im After in einander über. Vergr. Oc. 2, Obj. E. Zeiss.

Fig. 8. Sagittalschnitt durch ein Vorderende von Naïs, vier Tage alt. Das Körperepithel *ep* ist an dem Vorderende um das Zwei- bis Dreifache verdickt, Zellgrenzen sind nicht zu erkennen. Der Mitteldarm *md* schiebt sich mit seiner abgerundeten Spitze bis in das Körperepithel hinein, die Zellkerne desselben zur Seite schiebend. In dem etwas verdickten Vorderende Andeutung einer Höhlung. Die Bauchganglienkette *bg* zieht als schmaler Streifen ziemlich weit nach vorn. Vergr. Oc. 2, Obj. D. Zeiss.

Fig. 9. Sagittalschnitt durch ein Vorderende von Naïs, vier Tage alt. Der Mitteldarm *md* hat hier mit schmaler Spitze das Körperepithel *ep* durchbohrt und einen neuen Mund *m* gebildet. Der Pharynx *ph* ist schon angelegt und ziemlich entwickelt; Zellen zeigen Kerntheilungsfiguren. Die Bauchganglienkette *bg* zieht bis an den Mitteldarm; das obere Schlundganglion *o.sg* ist schon entwickelt. Vergr. Oc. 2, Obj. E. Zeiss.

Fig. 10. Sagittalschnitt durch ein Vorderende von Naïs, 16 Tage alt (Herbstregeneration). Mund *m* und Pharynx *ph* schon vollständig ausgebildet. Grenze zwischen Körper- und Darmepithel bei *m* deutlich sichtbar. Nervensystem *bg* und *o.sg* vollständig ausgebildet. Vergr. Oc. 2, Obj. D. Zeiss.

Tafel XIII.

Fig. 11 zeigt einen Sagittalschnitt durch ein Hinterende von Naïs, einen Tag alt. Der Mitteldarm *md* endigt geschlossen. Das Körperepithel *ep* überzieht schon gleichmäßig das Körperende. Im Mesenchymgewebe *mes* zahlreiche Neoblasten *n*, ferner spindelförmige Zellen mit Fortsätzen und große rundliche

Zellen mit körnigem Protoplasma. Bauchganglienkette *bg* endigt abgerundet. Vergr. Oc. 2, Obj. E. Zeiss.

Fig. 12. Sagittalschnitt durch ein Vorderende von Lumbricus, 39 Tage alt. Der Mitteldarm *md* hat soeben das Körperepithel *ep* durchbrochen und einen neuen Mund *m* gebildet. Die Darmwände ragen noch etwas über das Niveau hinaus. Das Körperepithel ist mit dem Darmepithel in Verschmelzung begriffen. Das Mesenchymgewebe *mes* mit seinem Maschensystem und Zellen zumal an der ventralen Seite deutlich. Ventral ist auch ein größerer Blutsinus *bl.s* mit einer körnigen Masse angefüllt, angeschnitten worden. Vergr. Oc. 2, Obj. D. Zeiss.

Fig. 13. Sagittalschnitt durch das Vorderende desselben Wurmes wie Fig. 12. Man sieht, wie ein zweites Divertikel des Mitteldarmes *md* sich nach vorn zu bis dicht an das Körperepithel *ep* erstreckt, welches gleichmäßig die neue Knospe überzieht. Das Mesenchymgewebe *mes* zeigt an der ventralen Seite ein deutliches Maschenwerk, während es dorsal ein dichteres Gefüge darstellt. Die Anlage der Muskulatur *mu* ist auf der ventralen Seite durch zwei Reihen spindelförmiger Zellen angedeutet. Vergr. Oc. 2, Obj. C. Zeiss.

Fig. 14. Ziemlich oberflächlicher Sagittalschnitt durch das Vorderende einer Nais, 12 Stunden nach der Operation. Die zahlreichen Neoblasten *n* füllen beinahe den ganzen Raum der jungen Knospe, sie erstreckt sich bis weit nach oben, dicht unter der Muskulatur *mu* des ursprünglichen Thieres gelegen. Vergr. Oc. 2, Obj. E. Zeiss.

Tafel XIV.

Fig. 15. Sagittalschnitt durch ein Hinterende von Lumbricus, drei Tage nach der Operation. Das Körperepithel *ep* überzieht das Hinterende, seine Zellen sind etwas flacher. Der Mitteldarm *md* ist an seinem Ende geschlossen und von dem Epithel *ep* durch eine schmale Schicht Mesenchymgewebe *mes* getrennt. Am hinteren Ende des Mitteldarmes *md* bilden sich scheinbar zwei Divertikel, welche gegen das Epithel hinziehen werden. Vergr. Oc. 2, Obj. C. Zeiss.

Fig. 16. Sagittalschnitt durch ein Hinterende von Lumbricus, drei Tage alt. Der Schnitt zeigt zwei Divertikel vom Mitteldarm *md*, von denen das ventrale mit seiner Spitze noch etwas vom Körperepithel *ep* entfernt ist, während das dorsale schon einen neuen After *a* gebildet hat. Die Muskulatur *mu* hört abgerundet im Niveau der Schnittstelle auf. Vergr. Oc. 2, Obj. C. Zeiss.

Fig. 17. Sagittalschnitt durch ein Hinterende desselben Wurmes, um das Verhalten des Körper- und Darmepithels am After zu zeigen. Es ist nur die untere Wand des Afters und Enddarmes gezeichnet worden, weil die obere Wand an der betreffenden Stelle etwas zerrissen war. Die langen Darmepithelien mit dunklem Kerm *md* ziehen über den Rand des Afters *a* noch etwas nach außen, um sich mit dem Körperepithel *ep* zu verbinden, dessen junge Zellen breiter und kürzer sind und große helle Kerne mit Kernkörperchen zeigen. Die Muskulatur *mu* endigt abgerundet. Vergr. Oc. 2, Obj. D. Zeiss.

Lebenslauf.

Ich, HEINRICH RIEVEL, wurde am 29. September 1866 als Sohn des Königl. Lokomotivführers HEINR. RIEVEL zu Hannover geboren. Ich bekenne mich zur lutherischen Religion. Ich besuchte von Ostern 1873 bis Ostern 1876 die Vorschule des Real-Gymnasiums I zu Hannover, und dann von Ostern 1876 das LEIBNIZ-Real-Gymnasium meiner Vaterstadt, welches ich im Frühjahr 1885 mit dem Zeugnis der Reife verließ. Ich studirte an der Thierärztlichen Hochschule zu Hannover Veterinärmedicin, bestand im Januar 1887 das Tentamen physicum und im November 1888 das Staatsexamen. Darauf prakticirte ich bis zum Herbst 1891 in Othfresen (Kreis Goslar a. H.), und war dann vom 1. Oktober 1891 bis zum 31. März 1892 Assistent am anatomischen Institut und vom 1. April 1892 bis zum 30. September 1893 am pathologisch-anatomischen Institut der Thierärztlichen Hochschule zu Hannover. Während dieser Zeit (Herbst 1892) erlangte ich das Fähigkeitszeugnis als beamteter Thierarzt, und seit dem 1. December 1893 sind mir die amtlichen Geschäfte des Kreises Marburg übertragen worden.

Vom Sommersemester 1894 bis jetzt hatte ich Gelegenheit, die Collegia und Practica folgender Herren Professoren zu besuchen: COHEN, KORSCHELT, MELDE, A. MEYER und des Herrn Privatdocenten Dr. BRAUER.

Allen meinen Lehrern sage ich an dieser Stelle für die Förderung und das Wohlwollen, welches ich bei ihnen gefunden habe, meinen herzlichsten Dank.

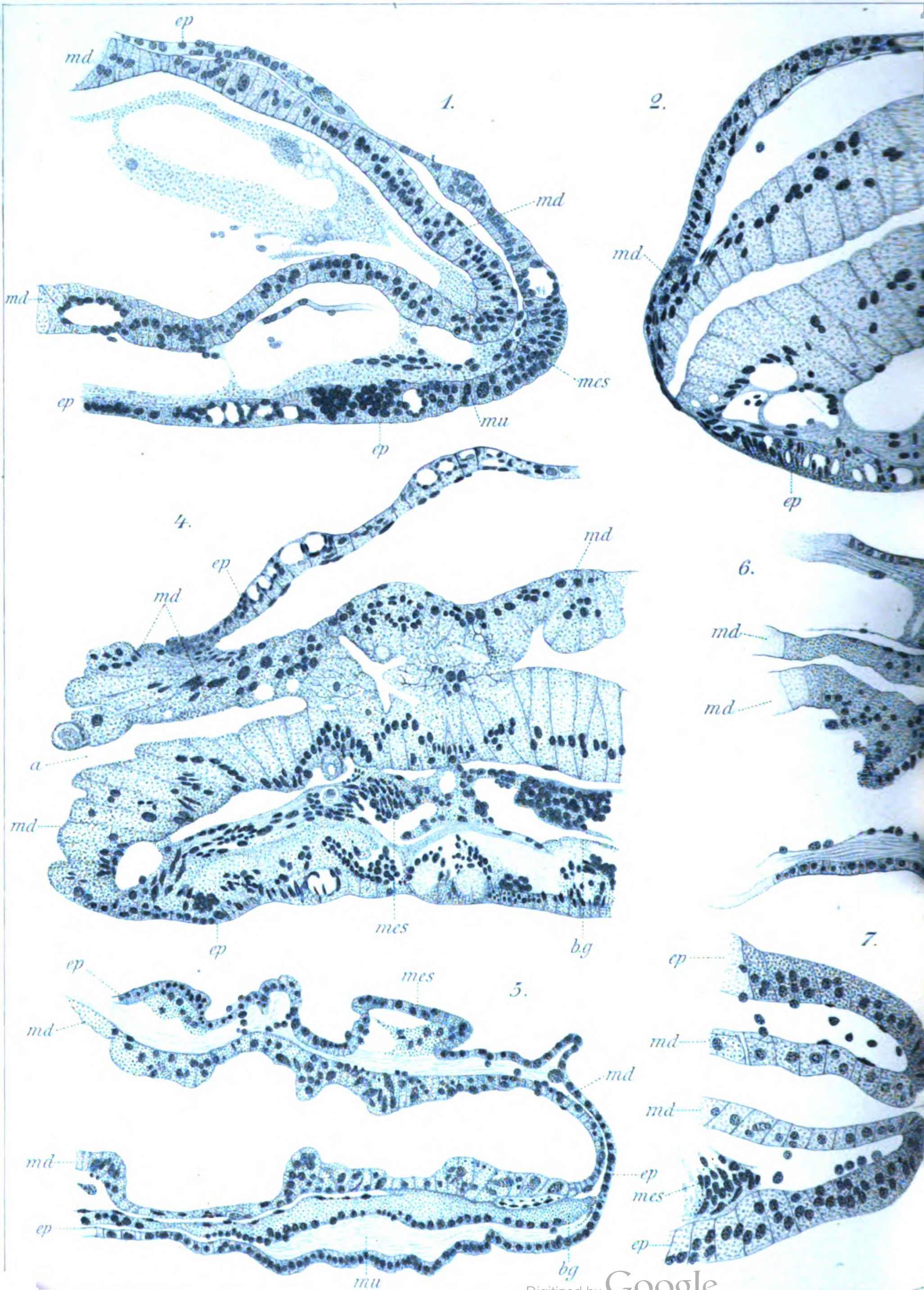
Folgende Arbeiten sind von mir veröffentlicht worden:

»Über die Entwicklungsfähigkeit der Trichinen im amerikanischen Schweinefleisch.« Berliner Thierärztliche Wochenschr. 1893. p. 207.

»Über den Werth des Tuberculinum Kochii als Diagnosticum.« ibid. p. 451.

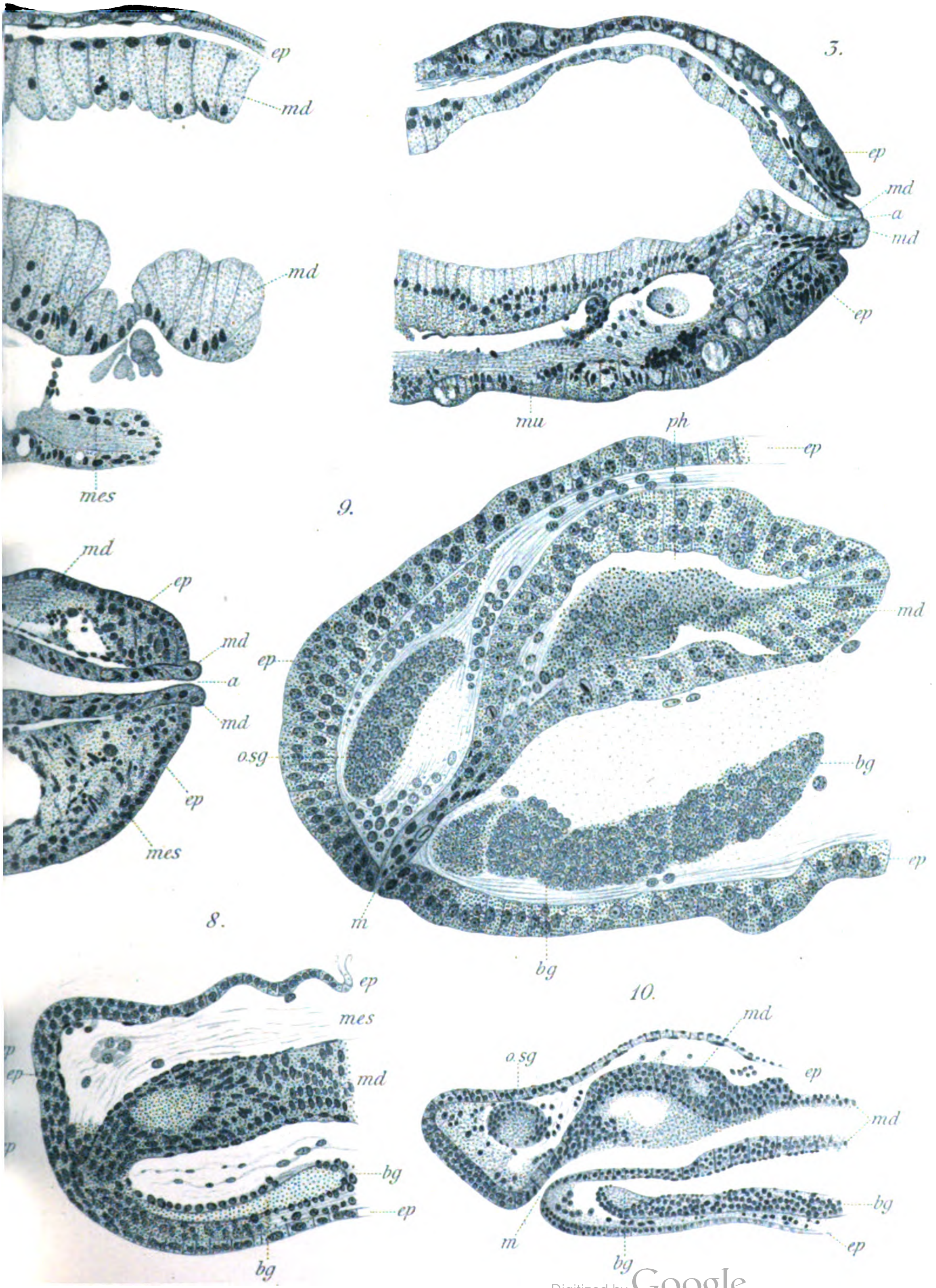
»Über Margaritome bei Pferden.« ibid. 1894. p. 219

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.



del. R Noack fec.

Verlag von W...


ep
md
md
mes
3.
ep
md
a
md
ep
mu
ph
ep
9.
md
ep
md
a
md
o.sg
ep
mes
md
bg
ep
m
bg
8.
ep
mes
ep
md
bg
ep
bg
10.
md
o.sg
ep
md
m
bg
ep
bg